Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia.

Von

Johannes Meisenheimer.

(Aus dem Zool. Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 16—18 und 4 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Studie verdankt einer gelegentlichen Beobachtung ihre Entstehung. Die Begattung unsrer Weinbergschnecke sowie ihre Eiablage sind gewiß schon von vielen beobachtete Vorgänge, auch reichen wissenschaftliche Darstellungen weit zurück bis in die erste Hälfte des 18. Jahrhunderts, wo SWAMMERDAM [1]) bereits eine überaus anschauliche und korrekte Schilderung der äußern Vorgänge bei der Begattung gab, hinter welcher CUVIER's [2]), OKEN's [3]) und PFEIFFER's [4]) Darstellungen aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts weit zurückbleiben. Es schlossen sich dann in der zweiten

1) JOHANNIS SWAMMERDAMMII, Biblia Naturae, Leydae 1737.

2) G. CUVIER, Mémoire sur la Limace (Limax, L.) et le Colimaçon (Helix, L.), in: Ann. Mus. Hist. nat. (Paris), Vol. 7, 1806.

3) OKEN, Lehrbuch der Naturgeschichte, 3. Theil, Zool., Abth. 1, Jena 1815.

4) CARL PFEIFFER, Naturgeschichte deutscher Land- und Süsswasser-Mollusken, Abth. 3, Weimar 1828.

Hälfte des vergangenen Jahrhunderts zahlreiche Untersuchungen über die Funktion der innern Organe an diese mehr biologischen Beobachtungen an oder waren mit ihnen verbunden; von ihnen verdienen namentlich diejenigen von Moquin-Tandon [1]), Keferstein u. Ehlers [2]), Baudelot [3]) und Pérez [4]) hervorgehoben zu werden. Viel Richtiges ist von den genannten Forschern bereits gefunden worden, manches blieb unklar oder Gegenstand der Kontroverse. allem glaubte ich eine sicherste Grundlage zur Beurteilung geben zu können, wenn ich von Grund aus alles nachprüfte und biologische Beobachtung mit morphologischer Untersuchung verband; beide Methoden sind im folgenden zur Deutung der physiologischen Funktion jedes einzelnen Abschnittes des komplizierten Geschlechtsapparats verwertet.

Es handelte sich zunächst darum, möglichst viele Fälle zur Beobachtung zu bringen; es geschah dies durch Züchtung der Schnecken in einem großen feuchten Terrarium unter möglichst günstigen Bedingungen. Etwa 50 Copulationen und zahlreiche Eiablagen habe ich so von Anfang bis zu Ende verfolgt und glaube so meiner verallgemeinernden Gesamtdarstellung eine sichere Grundlage verschafft zu haben. Zur möglichst anschaulichen Wiedergabe der beobachteten Vorgänge habe ich Photographien gewählt, welche der gegen die Außenwelt fast völlig indifferente Zustand der Schnecken während der Begattung in überraschend einfacher Weise gewinnen ließ. Unumgänglich nötig war es fernerhin, die Begattungsorgane in dem jeweiligen Zustande bei den einzelnen Phasen des Aktes zu fixieren. Es geschah dies durch plötzliches Abtöten mit kochendem Wasser, unmittelbar darauf folgende Präparation und Konservierung in Sublimatlösung. Zuweilen war auch eine vorausgehende Durchschneidung einzelner Teile nötig, so in dem Falle, wo es sich darum handelte, den Penis in seiner während des Coitus eingenommenen Lagerung zu fixieren.

---

1) A. Moquin-Tandon, Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Paris 1855.

2) W. Keferstein und E. Ehlers, Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse von Helix pomatia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 10, 1860.

3) E. Baudelot, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 19, 1863.

4) J.-M. Pérez, Recherches sur la génération des Mollusques Gastéropodes, in: Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux, Vol. 6, 1868.

I. Der Begattungsvorgang.

1. Biologie des Begattungsvorgangs.

Die Begattungszeit unsrer Weinbergschnecke liegt in den Monaten Mai und Juni. In der ersten Hälfte des Juni erreicht die Häufigkeit der Begattungen ihren Höhepunkt, gegen das Ende der genannten Zeit gelangen sie immer spärlicher zur Beobachtung, sollen aber in vereinzelten Fällen nach Keferstein u. Ehlers bis in den August hinein andauern.

a) Das einleitende Liebesspiel.

Eine begattungslustige Schnecke ist ihrem äußern Benehmen nach bei einiger Übung unschwer aus ihren Genossen herauszuerkennen. Sie kriecht langsam wie suchend umher, hält oft auf ihrem Wege an und verharrt dann längere Zeit mit etwas erhobenem Vorderkörper in halb zusammengekauerter Stellung. Stets begannen zwei solcher Schnecken, wenn sie sich zufällig trafen oder künstlich zusammengesetzt wurden, sofort mit dem Liebesspiel. Sie richten sich zunächst hoch aneinander empor und nehmen damit die charakteristische gegenseitige Stellung ein, welche sie während des ganzen Vorganges beibehalten. Die senkrecht emporgehobenen Fußsohlen beider Tiere sind einander zugekehrt und fest aneinander gepreßt, während die sich entsprechenden Seiten und Körperabschnitte beider Schnecken vom Standpunkte des Beschauers aus eine entgegengesetzte Lagerung in bezug auf rechts und links aufweisen. Einen festen Stützpunkt für beide Schnecken geben einmal die hintersten, zumeist auf dem Boden ruhenden Fußabschnitte ab, sodann aber auch vor allem die Schalenwindungen, deren Spitze, vom Beschauer aus gerechnet, beim einen Tier nach rechts, beim andern nach links gerichtet ist. Unablässig gleiten beider Fußsohlen aufeinander hin und her, verschieben sich unter starker seitlicher Neigung des Körpers gegeneinander und treffen wieder in der Mitte zusammen, in unablässiger Bewegung sind ferner die Mundpapillen, welche sich lebhaft gegenseitig betasten und belecken. Die Atemöffnungen stehen weit offen, die Atmung ist intensiver, in lebhaftem Spiel sind ferner die Fühler begriffen, kurz, der ganze Organismus verrät allenthalben seine hochgradige Erregung, deren Äußerungen übrigens auch den frühern Beobachtern schon sehr wohl bekannt waren. Dieses Vorspiel dauert indessen nur kurze Zeit, die Schnecken sinken bald

wieder zusammen und nehmen nun eine eigentümliche zusammengekauerte Haltung ein, indem sie mit abgehobenem Vorderkörper und halb eingezogenen Fühlern fast bewegungslos einander gegenüber verharren, Fußsohle fest gegen Fußsohle gepreßt (Taf. 16, Fig. 1). Diese Ruhepause dauert eine viertel bis eine halbe Stunde; irgend ein Hervortreten der Geschlechtsteile ist bis jetzt noch in keiner Weise wahrnehmbar.

b) Das Ausstoßen der Liebespfeile.

Eingeleitet wird diese zweite Phase des Liebesspiels durch lebhaftes Aufrichten beider Schnecken, erneutes Hin- und Herwiegen der Körper und erneutes gegenseitiges Belecken und Betasten der Mundpapillen (Taf. 16, Fig. 2). Sehr bald aber unterscheidet sich das Benehmen des einen Partners sehr auffallend von dem Verhalten des andern. Sein Vorderkörper wird unter starkem innern Druck mächtig aufgetrieben, und an der Stelle der Geschlechtsöffnung tritt auf der rechten Kopfseite ein weißliches gewölbtes Feld auf. Die Schnecke biegt sodann ihren Vorderkörper in langsamer, überaus krampfhaft erscheinender Bewegung gegen die Flanke des Partners hin und dreht dabei die rechte Kopfseite mit der weißlichen Genitalpapille in der gleichen Richtung gegen dieselbe (Taf. 16, Fig. 3). Die Erregung kann von diesem Stadium an wieder abschwellen, worauf das betreffende Tier sich äußerst ermattet zeigt, tritt aber bald von neuem auf, und wenn dieser Vorgang sich mehreremal wiederholt, wird so eine sehr beträchtliche Zeitspanne (bis zu 2 Stunden) für diese Phase aufgewendet.

Plötzlich enden nun diese krampfhaften Bewegungen in einem starken und energischen Ruck des Vorderkörpers, an welchen sich unmittelbar die Entfaltung der Begattungsteile anschließt. Diese Entfaltung betrifft in der Regel nur die weiblichen Teile, d. h. Vagina und Liebespfeilsack, nicht dagegen oder nur in sehr geringem Umfang das Penisrohr. Die Lage des letztern ist zumeist allein durch eine kleine kegelförmige Papille an der Außenseite des Genitalfelds markiert, und nur zuweilen schließt sich an diese Vorwölbung noch die langsame Entfaltung eines Teils des Penisrohrs an, wie es Fig. 4 auf Taf. 16 deutlich erkennen läßt. Nie aber erfolgt jetzt schon die Ausrollung des Penisrohrs in der Weise, wie wir es später bei den Coitusversuchen kennen lernen werden.

Unmittelbar nach der Vorstülpung des Liebespfeilsacks wird nun zunächst eine nicht unbeträchtliche Menge einer wässerigen,

weißlich aussehenden Flüssigkeit ausgeschleudert, wie es auch bereits von Keferstein u. Ehlers beobachtet worden ist, und erst dann wird der Liebespfeil selbst ausgestoßen. Der ganze Vorgang spielt sich unter ruckweisen Bewegungen des aktiven Tiers ab, nach seiner Beendigung und nach einer kürzern Pause völliger Ermattung werden die noch entfalteten Geschlechtsteile unter wiederholtem Ein- und Ausrollen derselben wieder in den Körper zurückgezogen, sodaß die äußere Geschlechtsöffnung schließlich bald wieder ihr normales Aussehen angenommen hat. Das aktive Tier weist einen überaus hohen Ermattungszustand auf, sein ganzer Körper sinkt schlaff zusammen, zieht sich häufig fast ganz in die Schale zurück und verhält sich gegenüber allen Liebesäußerungen des Partners völlig indifferent.

Die Stelle, an welcher der Liebespfeil in den Körper des Partners eingestoßen wird, kann eine sehr verschiedene sein, da die krampfhaften Drehungen des aktiven Tiers seinen Körper bald gegen die rechte, bald gegen die linke Flanke, bald gegen die Fußsohle des Partners wenden. Meist bohrt sich der Pfeil in die Ränder der Fußsohle oder in diese selbst ein und zwar nicht selten in seiner ganzen Länge, sodaß diese Verletzungen nicht nur sehr schmerzhaft sind, sondern direkt gefährlich werden können. So beobachtete ich in einem Falle, daß der Liebespfeil in die seitliche Körperwand eindrang, das Dach der Lungenhöhle durchbohrte, den Boden derselben gleichfalls durchsetzte und so direkt in die Leibeshöhle geriet. Die Verletzung war so bedeutend, daß aus der Wunde das Flagellum in die Mantelhöhle austrat und dem Tiere dadurch solche Schmerzen verursacht wurden, daß es häufig beim weitern Liebesspiel, welches es trotz allem nicht unterbrach, stark zusammenzuckte und sich für längere Zeit in seine Schale zurückzog, auch schließlich den aktiven Teil der Begattung nicht auszuführen vermochte, sondern nur passiv empfing. In der Regel geht es nun allerdings ohne derartige lebensgefährliche Verletzungen ab, stets aber sah ich das getroffene Tier unter deutlichsten Erscheinungen des Schmerzes stark zusammenzucken und sich häufig in seine Schale zurückziehen. Eigentümlicherweise bestreiten Keferstein u. Ehlers diese Schmerzäußerungen des getroffenen Tiers, ich habe dieselben mit vollster Sicherheit feststellen können und bestätige damit nur die Angaben zahlreicher andrer Autoren [vgl. beispielsweise Hartwig] [1]).

1) W. Hartwig, Über die Fortpflanzung von Helix lactea L. und Helix undata Lov., in: Zool. Garten, Jg. 28, 1887.

Nachdem das getroffene Tier den augenblicklichen Schmerz überwunden hat, zeigt es nun seinerseits sehr bald eine hohe geschlechtliche Erregung, die sich darin äußert, daß es entweder selbst sich anschickt, den Liebespfeil auszustoßen, oder aber zahlreiche, rasch aufeinanderfolgende Coitusversuche ausführt, auch wenn der ermattete Partner zunächst noch in keiner Weise darauf reagiert. Es geht also ein überaus großer geschlechtlicher Reiz von der Bereitung dieses physischen Schmerzes aus.

Meiner bisherigen Schilderung liegt der Vorgang zu Grunde, bei dem es nur das eine der beiden Individuen ist, welches den Liebespfeil ausstößt, während das andere sich auf die Erwiderung der Liebkosungen beschränkt oder aber bereits eine spätere Erregungsstufe zeigt. Nur ein einziges Mal beobachtete ich, daß beide Tiere gleichzeitig die charakteristischen Körperbewegungen ausführten, welche dem Ausstoßen des Liebespfeils vorausgehen, und schließlich auch gleichzeitig beide Pfeile ausschleuderten, wobei sie umfielen und längere Zeit ermattet übereinander liegen blieben. Auch von Keferstein u. Ehlers werden solche Fälle gleichzeitigen Ausstoßens beider Liebespfeile beschrieben, und bei *Helix nemoralis* ist dies nach Arndt (1879)[1]) sogar die Regel. Bei *Helix pomatia* dagegen muß ein solches Verhalten mehr als Ausnahme gelten, nicht selten beginnt das zweite Tier erst dann mit den einleitenden Körperbewegungen zum Ausstoßen des Pfeils, wenn es seinerseits den Pfeil vom Partner bereits empfangen hat — einen solchen Fall stellt Fig. 4, Taf. 16 dar —, es dehnt sich diese Phase dann stundenlang aus und stellt hohe Anforderungen an die Geduld des Beobachters.

Der Liebespfeil selbst bleibt zunächst in der Haut des getroffenen Tiers stecken, Muskelbewegungen der Körperwand befördern denselben wohl in den meisten Fällen wieder nach außen, worauf er abfällt und auf dem Boden liegen bleibt.

c) Das spätere Liebesspiel und die Begattungsversuche.

Das Ende der auf das Ausstoßen der Liebespfeile folgenden Ruhepause macht sich durch erneuten Beginn des Liebesspiels bemerkbar, wobei nunmehr beide Tiere deutliche Zeichen gleich starker

1) C. Arndt, Entwicklung des Pfeils bei Helix nemoralis L., in: Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, Jg. 32, 1879.

Erregung aufweisen. Hoch sind die Körper emporgerichtet und gleiten auf den fest aneinander gepreßten, von Wellenbewegungen durchlaufenen Fußsohlen hin und her, heben sich häufig voneinander ab, um dann mit desto größerer Inbrunst wieder zusammenzutreffen, alles unter unablässigem gegenseitigen Belecken und Betasten mit den Mundpapillen. Alsbald ist die Erregung derart gesteigert, daß an Stelle der Geschlechtsöffnung wiederum ein weißliches Feld hervortritt, welches nunmehr deutlich männliche und weibliche Öffnung erkennen läßt. Erstere erhebt sich in Form eines kleinen, nach außen gekehrten Kegels, letztere stellt einen der Mittellinie zugewendeten länglichen Spalt dar (Taf. 16, Fig. 5). Eine längere Zeit verstreicht während dieser unablässigen Liebkosungen, ohne daß irgendwelche weitere Veränderungen stattfänden, bis dann schließlich bei beiden Tieren mit einem Ruck die Begattungsteile zur Entfaltung kommen. Zur Ermöglichung der Begattung müssen beide Schnecken unmittelbar vor der Entfaltung ihre Vorderkörper derart aneinander vorbei schieben, daß dieselben sich kreuzen und die rechte Kopfseite des einen Tiers die entsprechende des andern Tiers berührt, wodurch erst die Genitalöffnungen unmittelbar einander gegenüber zu liegen kommen. Nicht immer indessen nehmen die Schnecken eine derart günstige gegenseitige Stellung ein, im Gegenteil, in den meisten Fällen ist dieselbe so ungünstig, daß die sich ausrollenden Penisrohre ihr Ziel verfehlen und nicht in die Vagina eindringen. Auch erfolgt häufig, namentlich im Anfang dieser Phase, die Ausstülpung nicht gleichzeitig bei beiden Tieren, und erst allmählich reduziert sich diese Zeitdifferenz auf Null, bald schneller, bald langsamer. Die Zahl dieser vergeblichen Begattungsversuche, welche von einzelnen der frühern Beobachter bereits in ihrer Bedeutung erkannt worden sind und von denen zwei in den Figg. 6 und 7 auf Taf. 16 dargestellt wurden, kann so eine sehr große werden, sie folgen immer häufiger aufeinander, die Ruhepausen zwischen den einzelnen Versuchen, welche zuerst durch einen Zustand allgemeiner Erschlaffung gekennzeichnet sind, werden immer kürzer, schließlich fast gleich Null, und so nähern sich die Tiere unter steigender Erregung immer mehr ihrem Endziel, dem wirklichen Begattungsakt.

Etwas näher betrachten müssen wir nun noch das Verhalten der Begattungsorgane bei ihrer Entfaltung, wie es sich namentlich bei den vergeblichen Coitusversuchen sehr leicht verfolgen läßt. An der Stelle der engen Geschlechtsöffnung auf der rechten Kopfseite

tritt zunächst ein kleiner weißlicher Fleck hervor, der sich bald zu einem umfangreichen, länglich ovalen Feld erweitert. Am Außenrand erhebt sich sodann eine kleine kegelförmige Spitze, auf welcher die männliche Geschlechtsöffnung liegt, neben ihr wird am Innenrand der Spalt einer faltigen Hautgrube sichtbar, in deren Grund die Vaginalöffnung gelegen ist (vgl. Taf. 16, Fig. 5). Das gesamte Genitalfeld wölbt sich nun wiederholt weiter vor und schwillt wieder ab, die männliche Genitalpapille erhebt sich zu einem abgestumpften, mit seiner Spitze nach außen gerichteten Kegel, der weibliche Abschnitt zu einer gewölbten Kuppe. Eine ruckartige, noch stärkere Vorbuchtung des ganzen Feldes leitet sodann die eigentliche Entfaltung ein. Der stumpfe Kegel, welcher die männliche Genitalöffnung trägt, wird durch einen Ringwulst von größerem Durchmesser ersetzt, und aus dem Zentrum dieses Wulsts erhebt sich das eigentliche Penisrohr. Seine Entfaltung erfolgt in 2 Phasen, indem zunächst ein umfangreicherer Zylinder vorgeschoben wird und aus diesem sich sodann ein zweites engeres Rohr erhebt, sodaß der Penis unmittelbar nach seiner Entfaltung das Aussehen eines Teleskops besitzt (Taf. 16, Fig. 6, 7). Schon Swammerdam hat diese einzelnen Phasen bei der Ausrollung des Penisrohrs im wesentlichen korrekt beschrieben, auch Keferstein u. Ehlers tun derselben Erwähnung. Die Ringfurche, welche die beiden Abschnitte des Penisrohrs voneinander trennt, verstreicht dann sehr bald, und der Penis stellt nun ein gleichmäßig nach der Spitze hin sich verjüngendes Rohr dar, welches einer breitern, ringförmigen Basis aufsitzt. Zu erwähnen ist endlich noch, daß am obern Vorderrand dieser Basis stets während der Entfaltung des Penis eine scharf abgesetzte, helle Papille hervortritt, die auf Fig. 6 der Taf. 16 deutlich zu sehen ist. Die Bewegung des sich entfaltenden Penisrohrs ist im allgemeinen eine sehr energische und der von seiner Spitze ausgeübte Druck ein recht bedeutender.

Das weibliche Genitalfeld erhebt sich ungefähr gleichzeitig mit diesen Vorgängen zunächst in Form eines mäßig hohen, fast zitzenförmigen Kegels, aus dem dann Vagina und Pfeilsack in ähnlicher Weise vortreten, wie es beim Ausstoßen des Liebespfeils stattfand. Die Vaginalöffnung, welche also nunmehr auf einem stumpf walzenförmigen Vorsprung gelegen ist, wird auf der medianwärts gewendeten Seite von den beiden Lippen des Pfeilsacks, auf der gegenüberliegenden dagegen von einer umfangreichen quergestellten, unpaaren Hautfalte begrenzt. Diese letztere schlägt sich unmittelbar

nach der Entfaltung in einer charakteristischen, abwärts gerichteten Bewegung weit zurück und läßt so eine klaffende Öffnung entstehen, in welche der Penis leicht eindringen kann (Taf. 16, Fig. 6, Taf. 17, Fig. 5).

Verfehlen sich bei einem der oben geschilderten Begattungsversuche die beiderseitigen Begattungsorgane, so werden sie alsbald wieder in den Körper zurückgezogen. Dieser Vorgang geht ziemlich schnell vor sich, zunächst wird das Penisrohr eingestülpt, es folgt der ringförmige Wulst an der Basis, und endlich treten auch unter mehrfachem Vor- und Rückwärtsstoßen Vagina und Pfeilsack ins Innere des Körpers zurück.

d) Der Begattungsakt.

Nach zahlreichen vergeblichen Versuchen befinden sich endlich die Schnecken einmal im Moment der Ausstülpung der Begattungsorgane in der günstigen gegenseitigen Stellung, daß die beiden Penisrohre auf die entsprechenden weit klaffenden Vaginalöffnungen treffen und in dieselbe eindringen, wobei sie einen leicht nach der Medianebene hin gerichteten Bogen beschreiben. Die Vagina ist in diesem Augenblick in der Regel noch nicht völlig entfaltet, sowie aber der Penis eingedrungen ist, dehnt sie sich mächtig aus und kommt so der Bewegung des männlichen Gliedes entgegen. Letzteres dringt zunächst in der Regel noch nicht vollständig ein, erfährt aber dann einige Nachschübe, die es bis zur wulstförmigen Basis einführen. Während diese Vorgänge sich abspielen, führen die Schnecken mit ihren Köpfen eine leichte drehende Bewegung gegeneinander aus, welche eine innigste Vereinigung der beiderseitigen Geschlechtsteile herbeiführt. Im übrigen verhalten sich die Schnecken bis auf leise Bewegungen der schlaffen Fühler völlig ruhig, und nur an den weißlich leuchtenden Geschlechtsteilen ist ein leichtes Auf- und Abschwellen zu beobachten.

Die Stellung während der Begattung ist nun folgende. Hoch aufgerichtet stehen sich beide Schnecken mit fest aneinander gepreßten Fußsohlen gegenüber, ihre Köpfe sind gegeneinander verschoben, sodaß die rechten Seiten sich zugewendet sind, verbunden durch die weißliche Masse der Begattungsteile (Taf. 16, Fig. 8). Die letztern sind derart angeordnet, daß bei beiden Tieren am nächsten der Mundöffnung, auf der rechten Seite von derselben, die walzenförmige Vaginalpartie gelegen ist, nach außen davon die Basis des

Penis. sodaß männliche und weibliche Teile kreuzweise einander gegenüberliegen (Taf. 16, Fig. 9). Durch die Wandung der Basis des Penis sieht man deutlich als weißliche Stränge Vas deferens und Flagellum hindurchschimmern, dieselben führen leichte Bewegungen aus, wie sie schon von Swammerdam sowie von Keferstein u. Ehlers beobachtet wurden. In diesem Zustand verharren die Schnecken nur kurze Zeit, etwa 4—7 Minuten, sodann beginnen sie sich wieder voneinander zu lösen.

Die Begattung ist also eine wechselseitige, und nur ein einziges Mal vermochte ich eine einseitige Begattung zu beobachten. Es betraf dies den oben bereits erwähnten Fall, wo das eine Tier eine so starke Verletzung durch den Liebespfeil erhalten hatte, daß das Flagellum in die Lungenhöhle ausgetreten war. Trotzdem ließ die Schnecke während 4 Stunden nicht von dem Liebesspiel ab, worauf es dem unverletzten Individuum gelang, den Penis einzuführen und die Begattung in normaler Weise unter Abgabe einer Spermatophore zu vollziehen. Die verletzte Schnecke stülpte zwar zur selben Zeit gleichfalls die Genitalien in normaler Weise aus, zog aber unmittelbar darauf den Penis wieder ein und erduldete nun rein passiv die Begattung, bei der also das eine Individuum nur als Männchen, das andere als Weibchen funktionierte. Auch sonst beobachtete ich wiederholt, daß das Eindringen des Penisrohrs in die Vagina sich nur einseitig vollzog, insofern dasjenige des Partners sein Ziel verfehlte, die Einführung konnte dann auch unter allen charakteristischen Erscheinungen völlig durchgeführt werden, aber in kürzester Zeit löste sich die Verbindung wieder, es kam nicht zur Abgabe einer Spermatophore, und die Begattungsversuche begannen von neuem, bis schließlich der Akt in normaler Weise gegenseitig vollzogen wurde. Zuweilen genügt es schon, daß der Penis des einen Tiers nicht sofort, sondern erst auf Umwegen in die Vagina des Partners eindringt, um eine Unterbrechung der Begattung herbeizuführen und von neuem mit dem Liebesspiel beginnen zu lassen, auch wenn dabei das zweite Tier den Penis völlig normal eingeführt hatte. Die Auslösung aller Reflexe, welche zum Zustandekommen einer normalen Begattung nötig sind, erfolgt in der Regel nur dann, wenn sowohl das aktive wie das passive Geschlechtsbedürfnis Genüge findet. Die Nichtbefriedigung des einen Teils dieser Bedürfnisse, also etwa das Ausbleiben des durch den eingeführten Penis des Partners ausgeübten Reizes, unterdrückt auch die normale Tätigkeit des andern Teils derselben, also etwa die Abgabe der Spermato-

phore, trotzdem morphologisch und physiologisch derselben kein Hindernis im Wege steht.

Außerordentlich erschwert wird das Zustandekommen der normalen Begattung bei bedeutenden Größenunterschieden beider Partner, durchgeführt wird sie aber schließlich doch, wenn auch oft erst nach zahllosen Mißerfolgen, welche die Geduld des Beobachters gewaltig in Anspruch nehmen. Unmöglich scheint nach Lang [1]) die Begattung zwischen zwei entgegengesetzt gewundenen Schnecken zu sein, wenigstens konnte bei solchen trotz tagelanger Liebesspiele keine Begattung beobachtet werden.

Die Begattung hat zum Zweck die Übertragung der Spermatophore. Nun kommen aber auch nicht selten geschlechtliche Vereinigungen vor, bei denen eine solche Übertragung unterbleibt. In Fällen nun, wo ich die Beobachtung weiter fortsetzte, zeigte es sich, daß die Tiere nach einer solchen äußerlich sowohl in ihrem Verlauf wie auch in ihren Folgeerscheinungen durchaus normalen Begattung, die nur etwas kürzer andauerte (2—3 Minuten), sich verhältnismäßig schnell wieder erholten und mit den Coitusversuchen von neuem begannen.

e) Das Ende des Begattungsakts.

Die nach durchschnittlich etwa 5 Minuten erfolgende Lösung beider Schnecken beginnt damit, daß zunächst die während der eigentlichen Begattung fest aneinander gepreßten Geschlechtsteile sich voneinander abheben, worauf dann ziemlich schnell die beiden Ruten aus den Scheidenöffnungen herausgezogen werden. Im übrigen aber befinden sich alle Teile zunächst noch in völlig ausgestülptem Zustande, die Vagina ausgezeichnet durch ihre weit klaffende Öffnung, der Penis ein ganz verändertes Aussehen durch wulstartige Auftreibungen zeigend, wie es in Fig. 10 auf Taf. 16 deutlich zu erkennen ist. Es beginnt nun alsbald der Penis sich unter fortwährender Änderung seiner Form lebhaft ein- und auszurollen, bald erscheint er nahezu völlig eingestülpt, bald entfaltet er sich wieder seiner ganzen Länge nach. Verbunden sind die beiderseitigen Geschlechtsöffnungen noch durch die Spermatophorenfäden, und die

1) Arnold Lang, Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (Helix pomatia L.), in: Festschr. naturf. Ges. Zürich, Teil 2, Zürich 1896. Ähnliches berichtet R. Standen, Observations on the reproduction of the dart, during an attempt to breed from a sinistral Helix aspersa Müll., in: Journ. Conch. Leeds, Vol. 7, 1892.

Bewegungen des Penisrohrs mögen wohl zum Teil den Zweck haben, das Ausstoßen des Endfadens der Spermatophore zu fördern. Immer mehr tritt nun der Penis während dieser Bewegungen ins Innere zurück, auch die Vagina wird währenddem mehr und mehr eingezogen, die Ausstülpungsstelle macht sich dann nur noch durch ein umfangreicheres weißliches Feld bemerkbar, bis endlich die Geschlechtsöffnung wieder ihr normales Aussehen annimmt. Der ganze Vorgang des Zurücktretens der Begattungsorgane nimmt etwa 10—15 Minuten in Anspruch.

Aber noch immer ist der Begattungsakt nicht völlig beendet. Beide Schnecken bleiben sich gegenüber sitzen, den hintern Teil der Fußsohle noch fest aneinander gepreßt, mit dem vordern Körperteil und den halb eingezogenen Kopfabschnitten weit voneinander abgehoben. Verbunden sind sie ferner durch die Endfäden der Spermatophoren, welche die Geschlechtsöffnungen beider Tiere immer noch miteinander verbinden. Die charakteristische Haltung der Schnecken in dieser letzten Phase des Begattungsvorgangs gibt Fig. 11 auf Taf. 16 naturgetreu wieder. Beide sind fast völlig bewegungslos und apathisch geworden, kaum daß die Fühler leise Bewegungen ausführen, und nur an einer einzigen Stelle befindet sich das Äußere des Körpers in lebhafter Tätigkeit, nämlich auf dem freien vordern Fußabschnitt. Ununterbrochen laufen hier energische kopfwärts gerichtete Wellenbewegungen der freien Fußfläche entlang, sie können nur dazu dienen, die Beförderung der Spermatophore, deren Endfaden der schleimigen Sohle dicht aufliegt, in die weibliche Geschlechtsöffnung zu erleichtern, indem sie den von der Muskulatur des Receptaculumstiels auf die Spermatophore ausgeübten Zug wirksam durch ihre vorwärts schiebende Bewegung unterstützen. Deutlich kann man das Vorwärtsgleiten der Endfäden auf den Fußsohlen beobachten, und nach 2—3 Stunden sind die Spermatophoren gänzlich in die Körper eingezogen. Aber noch immer verharren die Schnecken einige Stunden in diesem Zustand völligster Erschlaffung, bis sie sich endlich aufrichten und davonkriechen.

Während aller dieser Vorgänge, vom Beginn des Liebesspiels bis zum Ende des Begattungsakts, weisen die Schnecken eine überaus große Teilnahmlosigkeit gegen ihre Umgebung auf, wie sie übrigens auch schon frühern Autoren auffiel. Man kann beide

Schnecken an den Schalen aufheben und an einem andern Ort niedersetzen, man kann sie plötzlich intensivem Licht aussetzen, wie ich es häufig bei den bis tief in die Nacht hinein sich ausdehnenden Beobachtungen tun mußte, nur in den seltensten Fällen lassen sie sich dabei für längere Zeit in der Fortführung des Liebesspiels stören. Die übrigen Funktionen des Körpers vollziehen sich auch während des Liebesspiels in durchaus normaler Weise, so habe ich namentlich häufig die Abgabe von Faeces während desselben beobachtet.

Wie oft die Schnecken die Begattung wiederholen, darüber stehen mir nur wenige Beobachtungen zu Gebote. Aber in den meisten Fällen wird dieselbe sicherlich mehreremal ausgeführt, da sich häufig die Reste mehrerer Spermatophoren in dem Receptaculum vorfinden. In einem Fall konnte ich feststellen, daß ein Paar, welches ich am Morgen in Begattung antraf und welches ich unbehelligt ließ, am Abend desselben Tages am gleichen Ort von neuem den Coitus ausführte. Ähnlich lautende Angaben finden sich bei Pfeiffer sowie bei Keferstein u. Ehlers.

Zuweilen kam es vor, daß sich nicht 2, sondern 3 begattungslustige Schnecken trafen, dann traten dieselben in den mannigfachsten Kombinationen miteinander in Beziehungen, insofern stets 2 das Liebesspiel ausführten und die dritte in eine der zahlreichen Pausen der Ermattung verfiel, bis sie sich von neuem aufrichtete und einen der Partner an sich zog, der dann mit ihr das Liebesspiel fortsetzte. Der Coitus wurde dann schließlich von den beiden Schnecken ausgeführt, deren Begattungsteile sich zuerst in der richtigen gegenseitigen Lagerung bei der Entfaltung befanden, die dritte ging leer aus. Von irgend einer individuellen Auswahl bei der Begegnung dieser Zwitter kann also keine Rede sein.

2. Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs.

Die Aufgabe dieses zweiten Abschnitts soll es nun sein, den Verlauf der äußern Vorgänge, wie ihn die einfache Beobachtung uns vorgeführt hat, mit dem innern Aufbau der beteiligten Organe in Beziehung zu setzen und dadurch diese letztern in ihren physiologischen Leistungen im einzelnen zu klären. Wir gehen dabei die einzelnen Vorgänge in der gleichen Reihenfolge durch, wie sie während des gesamten Verlaufes sich aneinander anschließen.

a) Das Ausstoßen der Liebespfeile und die Funktion der fingerförmigen Drüsen.

Es sind an diesem Vorgange im wesentlichen nur die weiblichen Teile des Begattungsapparats beteiligt, nämlich Vagina, Liebespfeilsack und fingerförmige Drüsen, deren Lagerung im Ruhezustand uns Textfig. A in die Erinnerung zurückrufen möge. Das weißliche

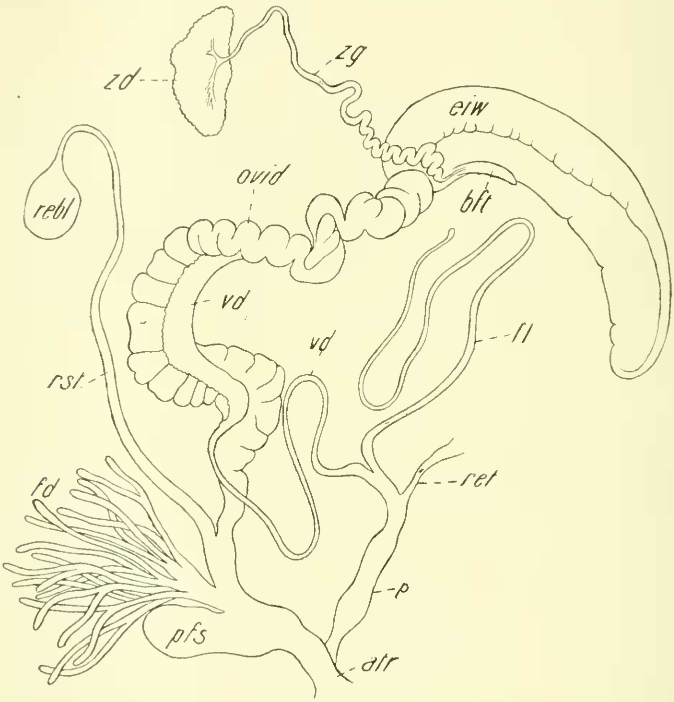


Fig. A.

Übersichtsbild des gesamten Genitalapparats von *Helix pomatia*.
(Modifiziert nach einer Abbildung Baudelot's.)

atr Atrium. *bft* Befruchtungstasche. *eiw* Eiweißdrüse. *fd* fingerförmige Drüsen. *fl* Flagellum. *ovid* Oviduct. *p* Penis. *pfs* Liebespfeilsack. *rebl* Endblase des Receptaculums. *ret* Retractormuskel des Penis. *rst* Stiel des Receptaculums. *vd*, vd_1 einzelne Abschnitte des Vas deferens. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.

Feld, welches zuerst an Stelle der Geschlechtsöffnung auf der rechten Kopfseite hervortritt, stellt nichts anderes dar als die ausgestülpten und umgeschlagenen Wände des Atriums (*atr*), des gemeinsamen Vorraums, in den, je in einem besondern innern Abschnitt, Vagina und Penis mit ihren Mündungen hineinragen. Ausgekleidet ist das

Atrium von einem einfachen Cylinderepithel, zwischen dessen Elementen die Ausführgänge zahlreicher, in die Tiefe verlagerter Drüsenzellen gelegen sind, welches ferner von einer kräftigen muskulösen Unterlage gestützt wird.

Es werden also sodann durch den gleichen innern Blutdruck, der die Wände des Atriums ausstülpte, auch Vagina und Liebespfeilsack vorgestoßen, und es bieten diese Organe äußerlich dann das Aussehen dar, wie es die Figg. 1 u. 5 auf Taf. 17 zeigen. Wir lassen hier vorläufig die Betrachtung des nicht selten teilweise ausgerollten Penisrohrs ganz beiseite und wenden unsere Aufmerksamkeit einzig und allein dem weiblich funktionierenden Abschnitt zu. Derselbe erscheint in seiner Gesamtheit als ein länglicher walzenförmiger Körper, der an seiner Spitze zunächst die Mündung des Liebespfeilsacks trägt. Diese Mündung wird seitlich von 2 wohlausgebildeten Lippen begrenzt und stellt so einen in der Längsrichtung der ganzen Vorwölbung gelegenen Schlitz dar (Taf. 17, Fig. 1, 5 *pfsm*). Den beiden Pfeilsacklippen gegenüber findet sich eine dritte, quer zu ihnen gelagerte Lippe, welche nach unten hin die eigentliche Vaginalöffnung (Taf. 17, Fig. 1, 5 *vgö*) begrenzt.

Dem Ausstoßen des Liebespfeils geht nun stets das Ausschleudern einer nicht unbeträchtlichen Flüssigkeitsmenge voraus, welche aus Secret der fingerförmigen Drüsen besteht. Bei der Ruhelage der Begattungsteile erscheinen letztere durchaus als Anhänge der Vagina (Textfig. A *fd*), in Wirklichkeit gehören sie indessen morphologisch wie physiologisch mehr zu dem Pfeilsack. Wenn wir uns die betreffenden Teile etwas näher im ausgestülpten Zustand betrachten, wie es Fig. 2 auf Taf. 17 zeigt, so ist ihre gegenseitige Lagerung nunmehr folgende. Die schlitzförmige Öffnung des Pfeilsacks (*pfsm*) führt auf der Seite, welche der Vagina zugewendet ist, weit in das Innere der letztern hinein und läuft hier in eine längliche Grube (*vgr*) aus. Von beiden Seiten her treten an letztere die von einem mächtigen Muskelmantel umhüllten ausführenden Abschnitte (fd_1) der fingerförmigen Drüsen heran und öffnen sich schließlich mit feiner spaltförmiger Öffnung in dieselbe. Das gegenseitige Verhältnis dieser Teile tritt namentlich auf Querschnittserien, wie Textfig. B eine solche darstellt, sehr klar hervor; auf Schnitt c ist die Einmündungsstelle der Drüsen (*fd*) in die Grube der dem Pfeilsack anliegenden Scheidenwandung (*vgr*) getroffen, während weiter nach hinten die Ausführgänge sich zunächst als einfaches, im Innern gefaltetes Rohr (Schnitt d und e) zu beiden Seiten der Vagina (*vg*) fortsetzen und schließ-

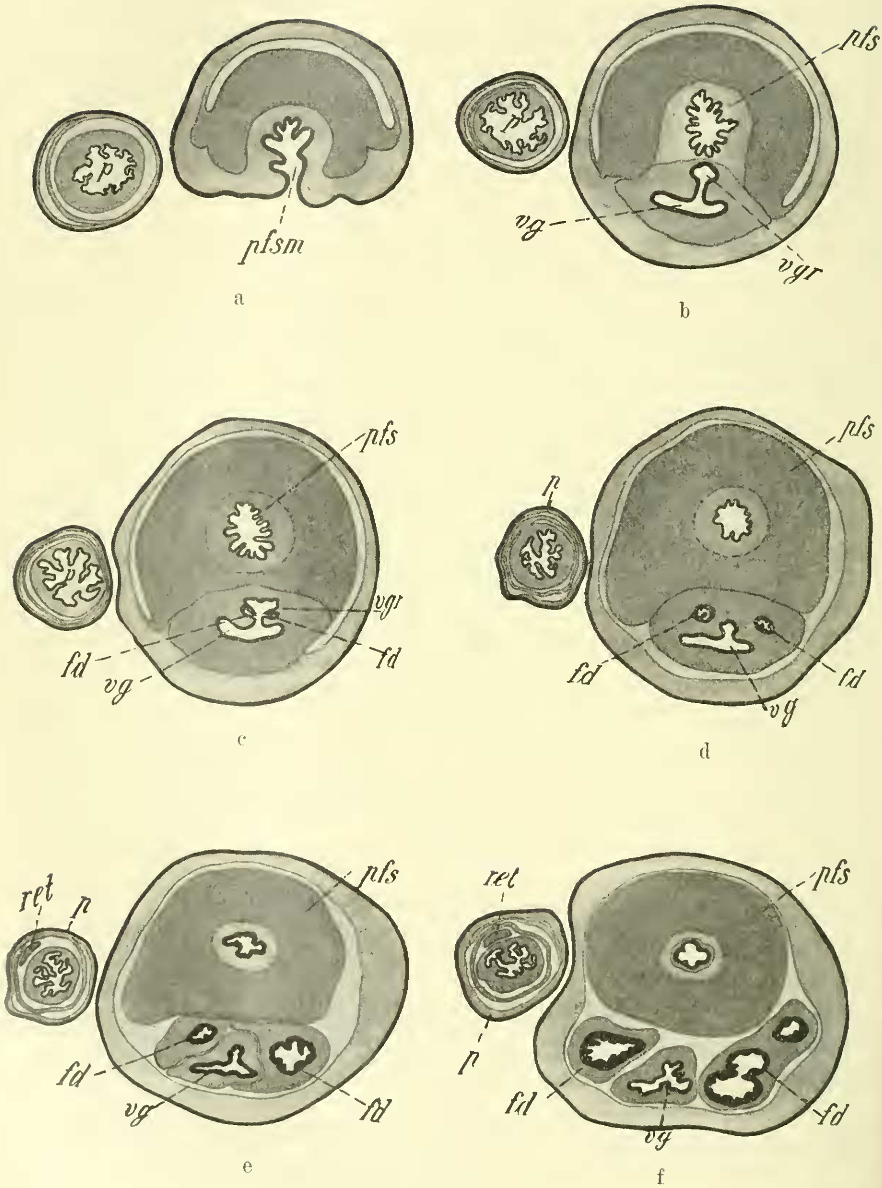

p
pfsm
a
pfs
p
vg
vgr
b
pfs
vgr
fd
vg
fd
c
pfs
p
fd
fd
vg
d
ret
p
pfs
fd
vg
fd
e
ret
pfs
p
fd
vg
fd
f

Fig. B.

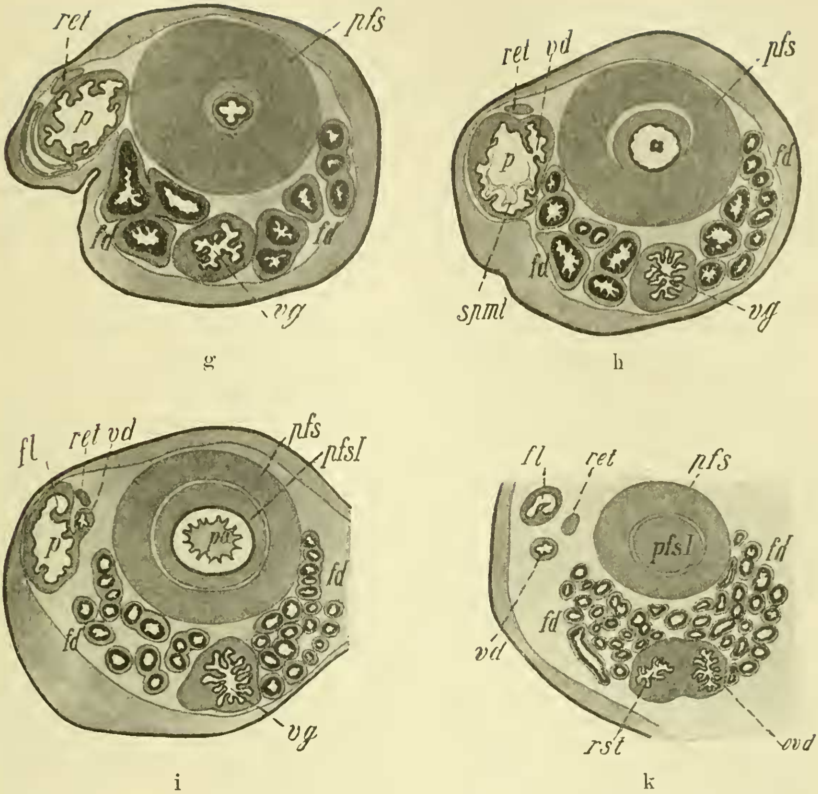


Fig. B.

Querschnittserie durch die vorgestülpten Begattungsorgane von *Helix pomatia*. Schnitt a am nächsten der äußern Spitze gelegen, Schnitt k am weitesten nach innen.

fd fingerförmige Drüsen. *fl* Flagellum. *ovid* Oviduct. *p* Penis *pa* innere Papille des Pfeilsacks. *pfs* Muskulatur des Liebespfeilsacks. pfs_1 innere Muskelpapille des Pfeilsacks. *pfsm* Mündung des Pfeilsacks. *ret* Retractormuskel des Penis. *rst* Stiel des Receptaculums. *spmt* Spermatophore. *vd* Vas deferens. *vg* Vagina. *vgr* spaltförmige Grube in der Wandung der Vagina.

lich in ein System an Zahl stetig zunehmender, dagegen an Durchmesser abnehmender Drüsenschläuche auflösen (Schnitt f bis k). Alle diese Teile sind histologisch völlig gleichartig gebaut, insofern sie im Innern von einem hohen, sich stark und unregelmäßig in das Lumen der Drüsenschläuche vorwölbenden Cylinderepithel ausgekleidet sind und außen bis in die äußersten Ausläufer von einem wohl entwickelten Muskelmantel umschlossen werden. Abweichend verhält sich nur

der eigentliche Ausführgang, der sich scharf gegen den noch aus Drüsenzellen bestehenden äußern Abschnitt absetzt (Taf. 17, Fig. 12) und als ein kurzes plattes und enges Rohr in den erwähnten Schlitz ausmündet (Fig. 12, *fdö*). Dieses Rohr wird von einem niedern Plattenepithel gebildet, welch letzteres sich noch eine Strecke weit auf die Wandung der Vagina fortsetzt. Eine etwas genauere Darstellung dieser Verhältnisse haben bisher namentlich BAUDELOT und BATELLI [1]) gegeben, während v. IHERING [2]) die morphologische Zusammengehörigkeit von Pfeilsack und fingerförmigen Drüsen auf vergleichender Basis begründete.

Das Lumen der Drüsenschläuche ist erfüllt von einer dünnflüssigen Secretmasse, welche aus der Drüsenmündung zunächst in den erwähnten Schlitz gelangt, durch denselben bis zur Spitze des Pfeilsacks geleitet wird und sich hier in das Lumen des Pfeilsacks selbst ergießt. Wird sodann dieses Lumen des Pfeilsacks unmittelbar vor dem Ausschleudern des Pfeils stark zusammengepreßt und verengt, so muß die gesamte, in ihm enthaltene Flüssigkeitsmenge herausgeschleudert werden, wie es ja auch tatsächlich stets zu beobachten ist. Die physiologische Funktion dieser von den fingerförmigen Drüsen gelieferten Flüssigkeitsmengen kann wohl nur darin gesucht werden, daß sie die Wände des Pfeilsackes und seiner Lippen sowie wohl auch noch des vordern Scheidenabschnitts geschmeidig und schlüpfrig erhalten, wodurch das Ausstoßen des Pfeils und vielleicht auch noch später die Einführung des Penis in die Öffnung der Vagina erleichtert wird.

Die Funktionen, welche man bisher diesen Drüsen zuschrieb, sind von sehr mannigfacher Art. Bald erklärte man sie für Hoden, bald sollten sie die Spermatophore bilden oder die Schale der Eier abscheiden, wieder Andere, so vor allem v. IHERING, glaubten, daß sie das Material zur Bildung des Pfeiles selbst lieferten, und nur wenige Forscher kommen, soweit mir bekannt ist, meiner Auffassung nahe, nämlich DUBRUEIL, [3]) der dem Secret die Funktion zuschrieb, die

1) ANDREA BATELLI, Studio istologico degli organi sessuali complementari in alcuni Molluschi terrestri, in: Atti Soc. Toscana Sc. nat., Vol. 4, 1879.

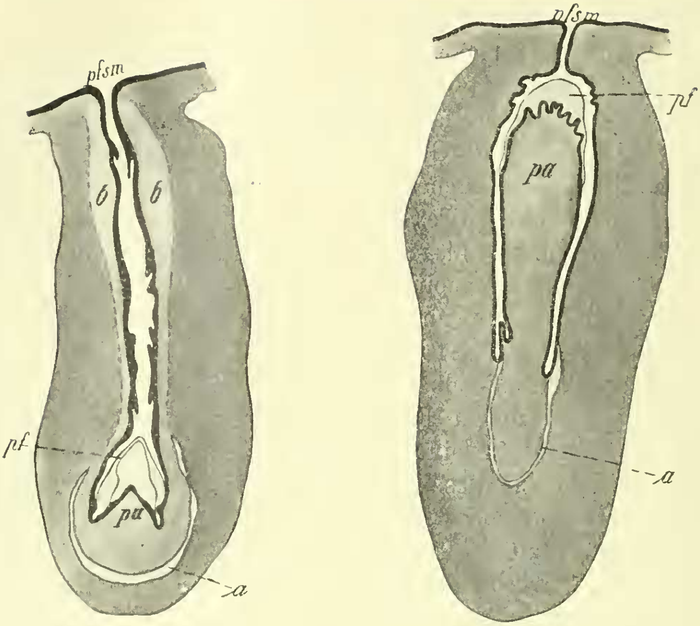
2) H. VON IHERING, Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.

3) E. DUBRUEIL, Étude physiologique sur l'appareil générateur du genre Helix, in: Rev. Sc. nat., Vol. 1, 2, 1872, 1873.

Einführung des Penis zu erleichtern, sowie MOQUIN-TANDON, der schon früher Ähnliches wenigstens andeutete.

Wir kommen nunmehr zu dem Mechanismus, durch welchen das Ausstoßen des Pfeils bewerkstelligt wird. Der aus kohlensaurem Kalk bestehende Liebespfeil, welcher bekanntlich hier bei *Helix pomatia* eine vierkantige Gestalt aufweist, sitzt mit einer basalen, von Radiärfalten überzogenen Krone der vom Boden des Pfeilsacks sich erhebenden Papille (Textfig. Ca *pa*) auf. Die vielfach gefaltete innere Wandung des Pfeilsacks besteht im Ruhezustande aus einem einfachen hohen Cylinderepithel, welches auf der Papille sehr hoch und mehrschichtig wird und hier häufig von einer größern Zahl (meist 12—14) von Radiärfalten (vgl. Textfig. B, Schnitt i *pa*) durchzogen erscheint. Unmittelbar unter der Spitze der Papille liegt ein homogenes, von einzelnen Fasern durchzogenes, gallertartiges Gewebe, hieran schließt sich ein Komplex eigentümlicher drüsenartiger (?) Elemente an, und auf diese folgt endlich die Muskulatur. Letztere bildet die Hauptmasse des Pfeilsacks und liefert den zum Vorstoßen des Pfeiles erforderlichen Mechanismus, wie er bereits von KEFERSTEIN u. EHLERS in seinen wesentlichsten Momenten durchaus richtig beschrieben worden ist.

Es zerfällt der gesamte Muskelmantel des Pfeilsacks in 2 Hauptabschnitte. Der eine davon bildet die innere Papille und umgibt dieselbe zugleich als eine kuglige Masse (Textfig. Ca *pa*), ein zweiter umhüllt als dicke Scheide das gesamte innere Rohr des Pfeilsacks. Beide Teile sind voneinander getrennt durch einen schalenförmigen Spaltraum (Textfig. Ca, bei *a*), der nur von wenigen Fasern durchzogen ist, und ebenso ist der äußere Muskelmantel durch eine Zone stark gelockerten Gewebes (bei *b*) von dem eigentlichen innern Rohr des Pfeilsacks geschieden. So stellen sich die Verhältnisse im Innern des Pfeilsacks vor der Ausstoßung des Pfeils dar, unmittelbar nach derselben liegen sie wesentlich anders (vgl. Textfig. Cb) Das Lumen des Pfeilsacks wird nahezu völlig von der mächtig ausgedehnten, ursprünglich basal gelegenen innern Muskelmasse (*pa*) erfüllt, die an ihrer Spitze die eigentliche Papille und den Pfeil trägt. Dieses Vorstoßen der innern Papille kann im wesentlichen nur durch die Tätigkeit des äußern Muskelmantels hervorgerufen worden sein, insofern derselbe sich stark kontrahierte und die nur locker mit ihm verbundene Papille in der Richtung des Pfeilsacklumens nach außen vortrieb. Erleichtert wird dieser ganze Vorgang dadurch, daß die an die Papille angrenzenden äußern Wände des



a b

Fig. C.

Längsschnitte durch den Liebespfeilsack von *Helix pomatia*.
a im Ruhezustand. b nach Ausstoßung des Liebespfeils.

a Trennungsschicht zwischen innerer Muskelpapille und äußerm Muskelmantel. *b* lockeres Gewebe in der Umgebung der innern Pfeilsackwandung. *pa* innere Papille. *pf* Liebespfeil. *pfsm* Mündung des Liebespfeilsacks.

Lumens ja gleichfalls nur locker mit dem äußern Muskelmantel verbunden sind und so leicht dem von der sich ausstülpenden Papille ausgeübten Zug unter beträchtlicher Abplattung ihres Cylinderepithels folgen können. Im Maximum ihrer Ausdehnung ist die Papille (*pa*) in einer Gesamtansicht auf Fig. 3, Taf. 17 zu sehen. Durch den geschilderten Vorgang muß also zunächst das Secret der fingerförmigen Drüsen, welches das Lumen des Pfeilsacks ausfüllte, nach außen geschleudert werden, muß weiter unmittelbar darauf der Pfeil selbst bis zu seiner basalen Krone aus der Öffnung des Pfeilsacks vorgestoßen werden. Er bricht dann meist an seiner Basis ab, während die Krone zurückbleibt und nicht selten ein eigentümliches weiteres Schicksal hat, auf welches wir später (S. 490) zu

sprechen kommen werden. Nach der Ausstoßung des Pfeils treten dann die stark ausgedehnten Muskelfasern im Innern der Papille in Funktion, ihre Kontraktion führt die Papille wieder zu ihrer normalen Gestalt und Lagerung am Grund des Pfeilsacks zurück, welchen Zustand uns in noch unvollendeter Form Fig. 4 auf Taf. 17 vorführt.

Den Vorgang der eigentlichen Bildung des Pfeils, welcher ein Abscheidungsprodukt der Wände des Pfeilsacks darstellt, sowie Häufigkeit und Zeitdauer der Regeneration desselben habe ich nicht näher verfolgt, man findet darüber einzelne Angaben bei Keferstein u. Ehlers sowie bei Pérez und Arndt. Es braucht nach letztern Forschern *Helix aspersa* 5—6 Tage, *Helix nemoralis* 7—9 Tage zur völligen Erneuerung des Pfeils.

b) Die Ausstülpung des Penisrohrs.

Zum Verständnis des Ausstülpungsvorgangs wird es nötig sein, den Penis zunächst in eingestülptem Zustand zu betrachten, wie ihn Textfig. Da und Fig. 7 auf Taf. 17 zur Anschauung bringen. Äußerlich stellt er sich als ein einfacher Schlauch (Textfig. A *p*) dar, der mit seinem äußern Ende in das Atrium (*atr*) mündet und an dessen inneres Ende sich Vas deferens (*vd*), Flagellum (*fl*) und Retractormuskel (*ret*) ansetzen. Weit komplizierter stellt sich nun sein innerer Aufbau dar. Von außen beginnend sehen wir zunächst das Atrium sich in 2 besondere Räume spalten, von denen der eine die Mündungen von Pfeilsack und Vagina aufnimmt, der zweite (Taf. 17, Fig. 7 *at*, Textfig. Da *at*) diejenige des Penis enthält. Dieser Abschnitt geht ganz allmählich in die Wände des eigentlichen Penisschlauchs über, und es wird so ein — im eingestülpten Zustand — vorderster Raum (*p I*) desselben gebildet, von dessen Grund sich ein kegelförmiger Zapfen erhebt, der an seiner Spitze eine Öffnung trägt. Die Wände dieses Zapfens sowohl wie auch die ihm von außen dicht anliegenden Wandungen des vordern Penisabschnitts sind in zahlreiche zierliche Ringfalten gelegt. Von der Spitze des Zapfens führt ein überaus stark und unregelmäßig gefaltetes Rohr von bedeutend geringerm Durchmesser nach innen (*p II*), erweitert sich schließlich sehr beträchtlich (*p III*) und trägt auf seinem Grund eine zweite, gleichfalls durchbohrte Papille (*pp III*), von deren Spitze sich das Penisrohr weiter nach innen fortsetzt, um sich schließlich in Vas deferens und Flagellum zu spalten. Die beiden vordern Abschnitte des Penisrohrs (*p I* und *p II*) sind nun gänzlich ausgekleidet von einem

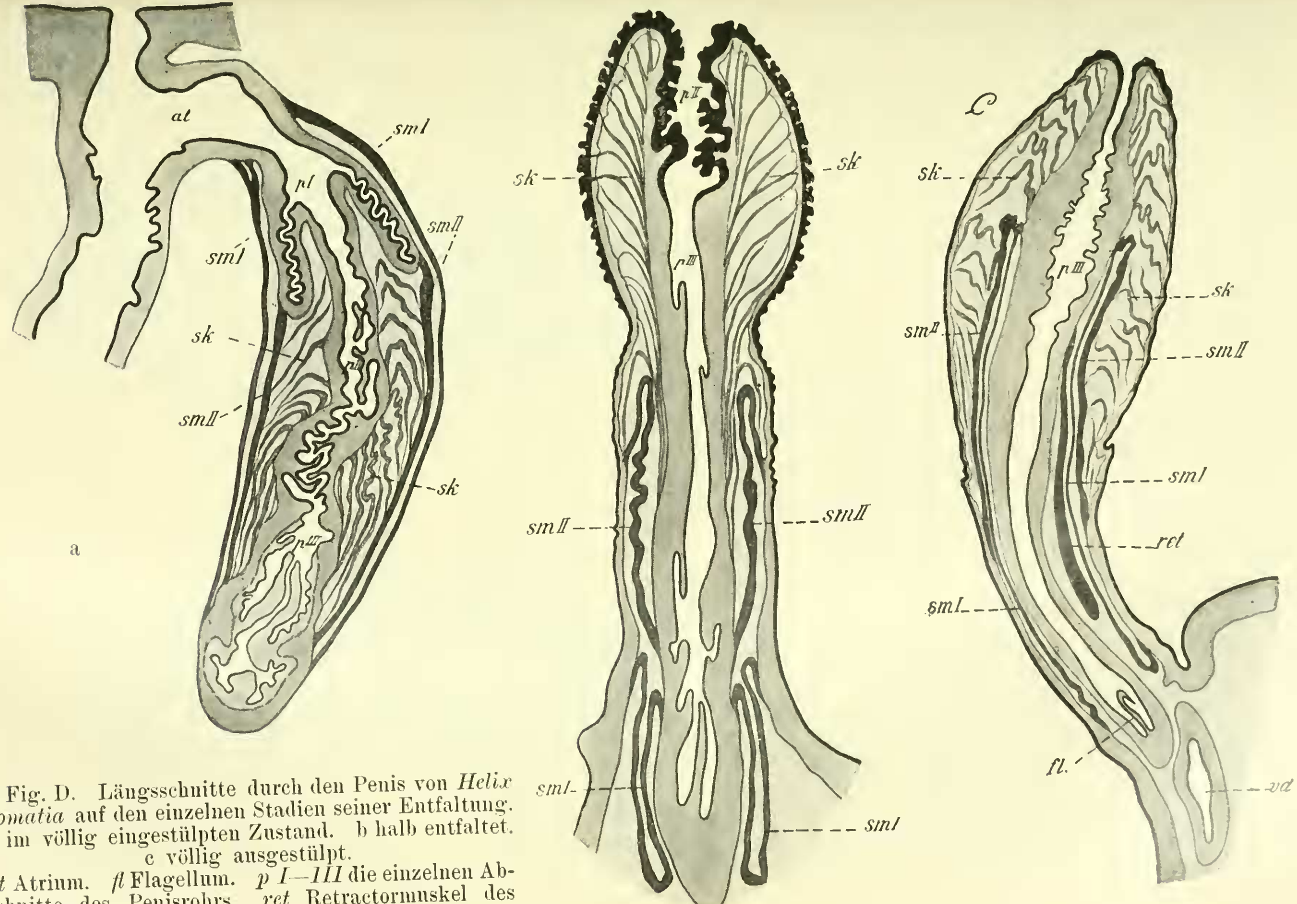


Fig. D. Längsschnitte durch den Penis von *Helix pomatia* auf den einzelnen Stadien seiner Entfaltung. a im völlig eingestülpten Zustand. b halb entfaltet. c völlig ausgestülpt.
at Atrium. *fl* Flagellum. *p I—III* die einzelnen Abschnitte des Penisrohrs. *ret* Retractormuskel des Penis. *sk* Schwellgewebe des Penis. *sm I—II* die Muskelscheiden des Penisrohrs. *vd* Vas deferens.

Cylinderepithel, welches eine sehr starke Cuticula trägt. Im hintern Teil des Penisrohrs dagegen (in *p III*) geht dieses hohe Cylinderepithel in niedere Zellen über, welche keine Cuticula mehr besitzen. Ferner werden die beiden vordern Abschnitte von einer umfangreichen Muskelhülle dicht umschlossen, im hintern Abschnitt wird dieselbe durch eine Lage stark gelockerten Gewebes von dem Epithel abgedrängt (vgl. Textfig. Da). Ein Flimmerepithel fehlt in allen diesen Teilen vollständig, wie bereits von Keferstein u. Ehlers festgestellt wurde, auch haben diese beiden Forscher, ebenso wie Baudelot, bereits die beiden Ringfalten im Innern des Penisschlauchs beobachtet. Zu äußerst wird der Penisschlauch umschlossen von 2 starken Hüllmuskeln, von denen der äußere (*sm I*) weit vorn von den Wänden des Atriums, der innere (*smII*) von der Basis des vordern Zapfens entspringt. Die Insertion beider Muskeln liegt nahe benachbart am Grund des hintern Penisabschnitts. Und endlich liegt in dem Raum zwischen innerm Hüllmuskel und dem Penisrohr noch ein System eigentümlicher, aus Muskelfasern bestehender Quersepten (*sk*), die vielfach gefaltet erscheinen und den genannten Raum in eine große Zahl übereinander gelegener Kammern zerteilen. Die einzige Andeutung, welche bisher von dieser für die Funktion des Penis überaus wichtigen Struktur gemacht worden ist, finde ich bei Baudelot, der sowohl die Scheidenmuskeln wie auch die gefalteten Quersepten beschrieben hat, ohne sie indessen in ihrer Bedeutung näher zu würdigen.

Wir können uns nunmehr dem Vorgang der Ausstülpung selbst zuwenden, wie ihn uns die Textfigg. Db und Dc in 2 aufeinanderfolgenden Stadien vorführen. Zunächst wölbt sich das Atrium vor und bildet so die breite wulstartige Basis (Taf. 17, Fig. 6 *at*) des Penis, aus deren Mitte sich dann erst das eigentliche Penisrohr erhebt. Bemerkenswert ist auf diesem Wulst das Auftreten einer kleinen Papille (Taf. 17, Fig. 6 *ppa*), deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, da sie, abgesehen von einer Verdickung des Unterhautmuskelgewebes, keinerlei histologische Besonderheiten aufweist (vgl. Textfig. Db). Die nächste Phase in der Entfaltung des Penisrohrs besteht nun in dem Ausrollen des vordern Penisabschnitts (*pI*), durch welches die Ringfalten des vordern Zapfens verstreichen und dessen zentrale Öffnung an die Spitze des Penisrohrs zu liegen kommt. Dieser Teil bildet also den breitern Abschnitt des oben (S. 468) erwähnten teleskopartigen Rohrs (Taf. 17, Fig. 6 p_1). Auf der 3. Phase rollt dann auch der 2. Abschnitt des innern Penisschlauchs

(*p II*) als engerer Abschnitt des teleskopartigen Rohrs (Taf. 17, Fig. 6 p_2) nach außen und zwar bis zu der Stelle, wo das hohe Cylinderepithel in das niedere Epithel übergeht und wo die auskleidende Cuticula sich verliert. Diese Stelle bildet also nun die Spitze des hiermit vollständig entfalteten Penisrohrs. Das gesamte Epithel der beiden vordern Penisabschnitte, welches im Ruhezustande vielfach gefaltet tief im Innern lag, ist also nunmehr umgestülpt und stellt jetzt die äußere Wand des Penis dar. Es bildet während dieser Umstülpung stark erhöhte Falten (vgl. Textfig. Db), plattet sich aber dann wieder zu einem einfachen Cylinderepithel ab, welches außen von einer deutlichen Cuticula bekleidet ist und nach innen von einer muskulösen Unterlage gestützt erscheint. Im Innern wird der ausgestülpte Penisschlauch durchzogen von einem nur wenig gefalteten Rohre, welches hervorgegangen ist aus dem Ausgleiche der Falten des hintern Penisraums (*p III*) und aus dem Verstreichen der innern Papille (*pp III*), welche Vorgänge durch das umgebende lockere Gewebe beträchtlich erleichtert werden. Nicht aber bildet die Spitze der innern Papille das Vorderende des ausgestülpten Penisschlauchs, wie sowohl Baudelot als auch Keferstein u. Ehlers annahmen, dieselbe wird vielmehr, wie wir gesehen haben, von der Übergangsstelle zwischen *p II* und *p III* dargestellt.

Aber noch hat das ausgestülpte Penisrohr nicht seine definitive Gestalt erreicht. Es treten nunmehr die Muskelsepten (*sk*) in Funktion, welche sich im hintern Abschnitt des eingestülpten Penisschlauchs vorfinden. Dieselben kommen durch die Umstülpung in die vordere Hälfte des Penisschlauchs zu liegen (vgl. Textfig. Db und c *sk*), wo sie aus der Muskelhülle des innern Rohrs mit starker Wurzel entspringen und sich fein verästelnd an der Außenwand des Penis festheften (Taf. 17, Fig. 13 *qus*). Sowie nun der Penis in die Vagina eingedrungen ist — aber nur dann und nicht bei den vergeblichen Entfaltungen bei den Coitusversuchen — werden bedeutende Mengen von Blutflüssigkeit in die Zwischenräume der Muskelsepten eingeführt, die sich nun hier anstauen (Taf. 17, Fig. 13 *bl*) und das vordere Ende des Penisschlauchs sehr beträchtlich anschwellen lassen, wie es sowohl Textfig. Dc wie auch die Figg. 10 u. 11 (*p*) auf Taf. 17 deutlich erkennen lassen. Wir haben es also in diesen muskulösen Quersepten mit einem wirklichen Schwellkörper zu tun. Die Zuführung des Blutes scheint mir durch Gefäße zu erfolgen, da die Hüllmuskeln, auf welche wir gleich noch näher zu sprechen kommen, das Schwellgewebe ziemlich vollständig gegen das Körperinnere abschließen,

und da ein etwaiger Einfluß des innern Blutdrucks, der ja die Ausstülpung des gesamten Penisschlauchs bewirkt, sich unmittelbar während der Entfaltung schon bemerkbar machen müßte. was indessen nie geschieht. Diese Verzögerung der Anschwellung ist für die Einführung des Penisrohrs in die Vagina von großer Bedeutung, da er so im Augenblicke derselben noch ein zugespitztes dünnes Rohr darstellt und noch nicht die starke spätere Anschwellung im Innern der Vagina zeigt, welche ja die Einführung sehr erschweren würde, nun aber nach der Einführung die innige Vereinigung der Geschlechtsteile ganz außerordentlich erhöht. Nur bei Duverney (1768) findet sich, wie ich der Abhandlung von Dubrueil entnehme, eine Bemerkung über den enorm angeschwollenen Zustand des Penisschlauchs während der Begattung.

Der Ausstülpungsvorgang ist endlich noch von großem Einfluß auf die Lagerung der beiden Hüllmuskeln gewesen, insofern dieselben eine vollständige Umrollung erfahren haben (vgl. Textfig. Db und c). Die Ursprungsstelle des äußern Muskels (*sm I*) kommt nahe der Basis des Penis an dessen Außenwandung zu liegen, diejenige des innern (*sm II*) ebenfalls an die Außenwandung, aber etwas höher, etwa an die Grenze zwischen 1. und 2. Drittel des gesamten Schlauchs. Noch bedeutender sind die Verlagerungen der innern Insertionsstellen, die fast an die Spitze des Penis, in dessen vorderes Drittel, zu liegen kommen, wo beide Muskeln sich nahe beieinander an dem innern Penisrohre festheften. Die Muskeln erfahren also eine vollständige Umrollung, deren Verlauf sehr klar die Textfigur Db veranschaulicht und durch welche der äußere Muskel (*sm I*) zu innerst, der innere (*sm II*) zu äußerst zu liegen kommt. Es wird also nun das innere Penisrohr in ausgestülptem Zustand wiederum von 2 Hüllmuskeln umgeben, welche nach vornhin mit der Muskulatur des innern Penisrohrs, nach hinten mit der Außenwandung des Penisschlauchs verwachsen sind (vgl. Taf. 17, Fig. 8 u. 9).

Und schließlich wäre noch der Retractormuskel zu erwähnen, dessen Insertion nun gleichfalls durch die Umstülpung weit nach vorn an das vordere Drittel des innern Penisrohrs zu liegen kommt (vgl. Textfig. Dc und Fig. 9 auf Taf. 17 *ret*).

c) Die Bildung der Spermatophore.

An das innere Ende des Penisrohrs schließen sich als lange dünne Schläuche Vas deferens und Flagellum an (Taf. 17, Fig. 7—9, *vd* und *fl*), sie wirken beide zusammen zur Bildung der Spermato-

phore, die wir nun betrachten müssen. Die Spermatophore (Taf. 17, Fig. 15) besteht aus einem knopfartig verdickten vordersten Abschnitt (k), an denselben schließt sich ein dünnerer Hals (*h*) an, der sich zu dem länglich ovalen Spermatozoenbehälter (*sab*) erweitert, worauf ein langer peitschenförmiger Endfaden (*ef*) das Ganze beschließt.

Im einzelnen ist der feinere Aufbau nun ein überaus komplizierter, wie wir ihn am besten an einer Reihe von Querschnitten (Taf. 17, Fig. 19a—g) verfolgen können. Der knopfartige vordere Abschnitt besteht aus vielfach geknäuelten Falten einer gallertartigen Substanz (Fig. 19a), die sich gegen den Halsabschnitt hin regelmäßiger gestalten und schließlich 5—8 an ihrer Kante mehrfach gespaltene Längsleisten bilden. Dieselben hängen etwa in der Achse des ganzen Gebildes miteinander zusammen (Fig. 19b) und reduzieren nach hinten hin allmählich ihre Zahl auf 4—5 (Fig 19c). In der Nähe des Spermabehälters treten in den zentralen Teilen immer umfangreicher werdende Hohlräume auf, die sich schließlich zu dem eigentlichen Behälter erweitern. Letzterer ist vollgepfropft von Spermatozoen und weist eine verschiedenartige Begrenzung seines innern Hohlraums auf (Fig. 19d). Während die eine Seite von einer nur dünnwandigen Schale der Gallertsubstanz umschlossen wird, erscheint letztere auf der gegenüberliegenden stark verdickt, von zahlreichen Hohlräumen durchzogen und mit 3, seltner 5 Längsrippen (*I—III*) besetzt. Nach hinten hin geht der Samenbehälter allmählich in spermafreie Hohlräume über, bis schließlich die Gallertsubstanz der Spermatophore wieder völlig massiv wird und nun eine höchst charakteristische Form aufweist. Sie stellt sich nämlich in der Ausdehnung des gesamten Endfadens dar als ein in seinem Längsverlauf eingerolltes Band, wie es in charakteristischer Weise die Querschnitte der Fig. 19e—g wiedergeben. Die Außenwandung trägt dabei zunächst noch ziemlich hohe Längsrippen, die indessen nach hinten hin immer schwächer und niedriger werden, während die Einrollung bis zum äußersten Ende erhalten bleibt.

Zahlreich sind die Beschreibungen dieses sonderbaren, unter dem Namen „Capreolus“ in der ältern Literatur angeführten Gebildes. Erst allmählich kam man zu der Überzeugung, daß man es hier mit einer Spermatophore zu tun habe, und man findet die Geschichte ihrer Erforschung bei P. FISCHER [1]) sowie bei KEFERSTEIN u. EHLERS

1) P. FISCHER, Études sur les spermatophores des Gastéropodes pulmonés, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 7, 1857.

im einzelnen zusammengestellt. Die genaueste bisherige Beschreibung haben die letztern Autoren geliefert, sie haben zugleich mancherlei frühere Irrtümer richtig gestellt. Meine eigne Darstellung weicht von der ihrigen insofern ab, als ich einmal in keiner Weise die von ihnen angenommene mathematisch regelmäßige Form der einzelnen Teile gefunden habe und dann vor allem darin, daß ich den Samenbehälter, ihren „Nodus“, stets allseitig von der gallertartigen Substanz der Spermatophore umschlossen sah.

Dieser komplizierte Aufbau der Spermatophore hängt nun aufs engste mit ihrer Bildungsgeschichte zusammen. Die einzelnen Teile des männlichen Begattungsapparats sind daran derart beteiligt, daß das Vas deferens das aus der Zwitterdrüse stammende Sperma abgibt, das Flagellum die gallertartige Substanz der Spermatophore liefert und das innere Penisrohr die Form darstellt, in welcher die Spermatophore gleichsam gegossen wird. Der Vorgang selbst verläuft folgendermaßen. In einem bestimmten Momente des Begattungsakts beginnt das Flagellum sein flüssiges Secret in das Lumen des Penisrohrs austreten zu lassen, zunächst noch in unregelmäßigen Massen, welche beim Erhärten zur gallertartigen Substanz zunächst regellos zusammengeschoben werden, sich zusammenknäueln und so den Kopfabschnitt der Spermatophore bilden. Bald aber fließt das Secret des Flagellums in kontinuierlichem Strome, und nun füllt diese flüssige Masse alle Teile des Penisrohrs völlig aus. Letzteres weist nun in seiner Wandung eine größere Zahl (5—8) von Längsfalten auf (vgl. Textfig. B, Schnitt a—g, p); auch in sie dringt das Secret ein, und indem dieses hier erhärtet, sind die Längsfalten die Form für die oben beschriebenen Längsleisten des Halsabschnitts. Letzterer ist also in seiner Gestaltung nichts anderes als der genaueste Ausguß des Penisrohrs, wie es deutlich der Querschnitt von Fig. 16 auf Taf. 17 veranschaulicht. Wenn das Penisrohr völlig von der Secretmasse erfüllt ist, hat inzwischen auch der Austritt eines Spermapakets aus dem von Flimmerepithel ausgekleideten Vas deferens stattgefunden, und dieses Sperma wird nun gleichfalls von dem Secret umflossen. Es findet dieser Vorgang am hintern Ende des Penisrohrs statt, wo die eine Hälfte der Wandung von der Einmündungsstelle des Flagellums und des Vas deferens eingenommen wird, die gegenüberliegende aber noch einige schwächer ausgebildete Längsfalten aufweist (vgl. Textfig. B, Schnitt h und i sowie Fig. 17 auf Taf. 17). Es erfüllt das Secret nun zunächst diese Längsfalten (Taf. 17, Fig. 17, I—III), umfließt sodann in dünner Schicht auch die gegenüberliegende Seite, deren

glatte Wandung keinerlei Eindrücke hinterläßt, und indem die Secretmasse nun hier erhärtet, muß sie, und mit ihr der spätere Spermabehälter, genau die Form eben dieser Stelle wiedergeben, wie es ja tatsächlich der Fall ist.

Für den peitschenförmigen Endfaden der Spermatophore endlich stellt die Form das Flagellum selbst dar. Das Flagellum ist im Innern bis zu seiner knopfartig angeschwollenen Spitze von einem cylindrischen Drüsenepithel ausgekleidet, dessen Elemente sich gruppenweise ins Innere vorbuchten (Taf. 17, Fig. 18) und auf der einen Seite zu einer sichelförmigen, gebogenen Längsleiste (*ra*) erheben, welche das ganze Flagellum durchzieht, eine Bildung, wie sie bisher in korrekter Form nur von Batelli (1879) beschrieben worden ist. Außen umgibt das ganze Rohr ein überaus mächtiger Ringmuskelmantel (*mu*), der wohl von großer Bedeutung für die Entleerung des Secrets ist und die deutlich sichtbaren schlängelnden Bewegungen des Flagellums bei der Begattung hervorruft. Das innere Lumen des Flagellums besitzt also nun infolge der beschriebenen Längsraphe die Form eines eingerollten Bands, und wenn nun das Secret, von dem es erfüllt ist, unmittelbar beim Austritt erstarrt, so muß letzteres genau die gleiche Form beibehalten. Und dieses sehen wir verwirklicht am Endfaden der Spermatophore, welcher seiner Form nach einen genauen Ausguß des ganzen Flagellums bis zu seiner Spitze hin darstellt. Da das Penisrohr infolge des durchtretenden Spermabehälters bedeutend erweitert sein muß, so können seine Wände nur noch von geringem umgestaltendem Einfluß auf die vielleicht noch nicht ganz erhärtete Masse des Endfadens sein; es mögen wohl die niedern Längsleisten des Außenrands (Taf. 17, Fig. 19e) noch auf eine leichte Einwirkung der Längsfalten des Penisrohrs zurückzuführen sein. Im übrigen aber gleitet der Endfaden in unveränderter Form durch das Penisrohr hindurch. Es stellt sich somit die Spermatophore in allen ihren Teilen als der genaueste Ausguß der jeweiligen Bildungsstätte der einzelnen Abschnitte dar, d. h. der Stellen im Innern des männlichen Begattungsapparats, wo das flüssige Secret des Flagellums zur festen Substanz des betreffenden Abschnitts erstarrte.

Der Zeitpunkt für die Bildung der Spermatophore ist der Augenblick vor und während der eigentlichen Begattung. Wiederholt habe ich bei unmittelbar vor Beginn des Coitus getöteten Schnecken die Spermatophore direkt in ihrer Bildung angetroffen. Einmal beob-

achtete ich an einem sehr stark erregten Tier die Abgabe einer normalen Spermatophore während eines Coitusversuchs, aber einige Stunden später vermochte dasselbe Tier bei nunmehr normalem Coitus eine zweite Spermatophore zu bilden.

Schon frühzeitig kam man dazu, dem Flagellum einen Anteil an der Bildung der Spermatophorensubstanz zuzuschreiben, aber fast stets glaubte man daneben noch eine secernierende Tätigkeit der Wandungen des hintern Penisrohrs zur Bildung des vordern Abschnitts der Spermatophore in Anspruch nehmen zu müssen (Moquin-Tandon, Baudelot etc.). Am genauesten sind wiederum die Angaben von Keferstein u. Ehlers, sie haben vor allem auch am ausdrücklichsten die Beziehungen hervorgehoben, welche zwischen der Form der Spermatophore und den Längsfalten des innern Penisrohrs bestehen. Und auch auf die Beziehungen zwischen der Form des Endfadens und des innern Lumens des Flagellums ist schon von frühern Autoren (Moquin-Tandon, Pérez) hingewiesen worden.

d) Mechanismus der Begattung.

Im Augenblick der Ausrollung des Penisrohrs hat auch die Vagina, deren Vorstülpung sich jetzt genau in der gleichen Weise wie beim Ausstoßen des Liebespfeils vollzieht, eine zur Aufnahme geeignete Lagerung eingenommen, wobei sich ihre untere quergestellte Lippe (Taf. 17, Fig. 1, 5) weit klaffend öffnet und so dem als spitzes Rohr eindringenden Penis entgegenkommt. Letzterer wird bis an seine Basis eingeführt und füllt sodann nicht nur die ganze Vagina aus, sondern dringt auch weit in den Stiel des Receptaculums hinein vor. Zugleich ist nun auch der Schwellkörper in Funktion getreten und läßt das Vorderende des Penis kolbenartig anschwellen (Taf. 17, Fig. 10, 11 *p*), wodurch die aus einem Cylinderepithel und einem kräftigen Muskelmantel bestehenden Wandungen der weiblichen Teile mächtig ausgedehnt werden und ihre Falten vollständig verstreichen. Die weit in den Stiel des Receptaculums vorgeschobene Lagerung des Penisrohrs ist deshalb von großer Bedeutung, weil auf diese Weise die Abgabe der Spermatophore in den Stiel mit vollster Sicherheit gewährleistet wird. Sehr bald nach der Einführung des Penis tritt dann der eben gebildete Kopf- und Halsabschnitt der Spermatophore aus dem Penisrohr aus, bleibt nach dem Zurückziehen desselben an dieser Stelle zurück und beginnt alsbald unter Beihilfe verschiedener Faktoren seine Wanderung stiel-

aufwärts anzutreten. Bereits von Moquin-Tandon sowie von Baudelot ist übrigens für verschiedene Schnecken diese charakteristische Lagerung des Penis im Innern der weiblichen Begattungsteile richtig beschrieben worden.

Auf den Mechanismus des Begattungsvorgangs ist nun noch eine eigentümliche Erscheinung zu beziehen, welche an sich nichts mit demselben zu tun hat. Nicht selten findet man nämlich — und dies haben in gleicher Weise auch Keferstein u. Ehlers sowie Pérez beobachtet — im Stiele oder in der Endblase des Receptaculums die basale Krone des Liebespfeils (vgl. Taf. 17, Fig. 14 pf_1) vor, ja zuweilen sogar, wie wenigstens Keferstein u. Ehlers angeben, den ganzen Liebespfeil. Es kann dies nur auf die Weise erklärt werden, daß die beim Ausstoßen des Pfeils im Pfeilsack zurückgebliebene Krone nachträglich ausgestoßen wird, so in das Lumen der Vagina gelangt, von dem bei der Begattung eindringenden Penis dann erfaßt und in den Stiel des Receptaculums hineingeschoben wird, wo sie gemeinsam mit der Spermatophore weiter stielaufwärts bis zur Endblase wandert, um hier schließlich einer allmählichen Auflösung anheimzufallen.

e) Die Vorgänge nach vollzogener Begattung.

Die nach vollzogener Begattung sich abspielenden Vorgänge bestehen in dem Zurückziehen der Begattungsorgane in das Innere des Körpers sowie in der Hinaufbeförderung der Spermatophore in die Endblase des Receptaculums. Die äußern Erscheinungen beim Zurückziehen des Penisrohrs sind oben (S. 471) bereits beschrieben worden. Die wiederholten Ein- und Ausstülpungen desselben sind zurückzuführen auf die Tätigkeit der beiden Muskelhüllen (*sm I* und *sm II*), welche darin besteht, die äußere Wandung des Penisrohrs wieder einzurollen. Sehr erschwert wird diese Einrollung durch die im Schwellkörper angestauten Blutmassen, die erst allmählich zum Abfluß gebracht werden können und dabei die wulstartigen Auftreibungen des Penisrohrs hervorrufen. Viel leichter vollzieht sich die Funktion dieser Muskelscheiden bei den Coitusversuchen, bei welchen das Schwellgewebe sich nicht mit Blut anfüllt, hier erfolgt dann die Einrollung ebenso glatt und schnell wie die Ausrollung. Ist dann endlich die äußere Wandung des Penisrohrs mehr oder weniger eingerollt, so tritt nun auch der eigentliche Retractormuskel (*rct*), der ja an der Körperwand befestigt ist, in Tätigkeit und er

bringt das eingestülpte Penisrohr wieder in seine normale Lagerung im Zustand der Ruhe zurück.

Die Spermatophore befindet sich nach erfolgter Lösung der Begattungsteile mit ihrem Anfangsteil in dem untern Stielabschnitt des Receptaculums, durchzieht die ganze Vagina, ragt mit ihrem Endfaden aus der weiblichen Geschlechtsöffnung hervor und steckt mit der Endspitze desselben noch in dem Penisrohre des Partners. Die Ein- und Ausrollungen des letztern sowie die oben (S. 472) beschriebenen kopfwärts gerichteten Wellenbewegungen der Fußsohle ziehen nun zunächst diese Endspitze aus dem Penisrohr heraus und unterstützen zugleich die Weiterbeförderung in dem Stiel des Receptaculums, welche wohl in erster Linie durch peristaltische Bewegungen der stark muskulösen Wandung dieses Stiels vor sich geht. Letztere ist vielfach gefaltet, besteht im Innern aus hohen Drüsenzellen und ist außen umschlossen von einer mächtigen innern Ringmuskellage sowie einer schwächern äußern Längsmuskellage. In der Endblase selbst erhöht sich das Epithel zuweilen sehr bedeutend und scheint sich dann in überaus lebhafter secretorischer Tätigkeit zu befinden, wie aus den massenhaft ausgestoßenen Secretbläschen hervorgeht. Meist fand ich den Stiel des Receptaculums ganz glatt, nur wenige Male beobachtete ich ein kleines seitliches Divertikel, in welchem sich der Kopf der Spermatophore verfangen hatte, wie es in ganz ähnlicher Weise auch von Keferstein u. Ehlers wiederholt aufgefunden wurde. In neuerer Zeit haben namentlich Schuberth[1]) und v. Ihering ausführlich auf die Bedeutung dieses Divertikels hingewiesen, welches zahlreiche Angehörige der Gattung *Helix* in hoher Ausbildung zeigen und welches nur bei *Helix pomatia* zu einem mehr sporadisch, aber in bestimmten Gegenden nicht selten auftretenden Anhängsel geworden ist.

Die Spermatophore rückt also nun im Stiel des Receptaculums aufwärts, wobei ihr Kopfabschnitt stets nach oben gerichtet ist und der Endfaden sich häufig vielfach zusammenknäuelt. 3—6 Stunden nach beendetem Coitus fand ich den Kopf in der Regel an der Endblase angelangt; er wird nun von derselben aufgenommen, wie es Fig. 14 auf Taf. 17 (bei $spmt_2$) 12 Stunden nach beendetem Coitus zeigt, und wird hier sehr bald aufgelöst. Nach Keferstein u. Ehlers soll es mehrere Tage dauern, bis die Spermatophoren vollständig aus dem Blasengang in die Endblase übertreten. Im Innern der End-

1) O. Schuberth, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von Helix, in: Arch. Naturgesch., Jg. 58, Vol. 1, 1892.

blase findet man stets die Überreste mehrerer Spermatophoren vor (vgl. Taf. 17, Fig. 14 *spmt*$_1$ und *spmt*$_2$), entsprechend eben den wiederholt stattfindenden Begattungen.

Erfüllt ist die Endblase von einer bräunlich-roten schmierigen Masse, in der sich neben den Spermatozoen und Resten der Spermatophorensubstanz zahllose Individuen eines endoparasitischen Protozoons, *Bodo helicis* Diesing, vorfinden. Die Anwesenheit dieser Parasiten ist schon seit langem bekannt; sie wurden gelegentlich mit Spermatozoen verwechselt (Gratiolet), sind wiederholt eingehend beschrieben worden und würden wohl ein interessantes Untersuchungsobjekt abgeben.

Nach erfolgter Auflösung der Spermatophorensubstanz liegen nunmehr die Spermatozoen frei in der Endblase des Receptaculums, und damit ist der Begattungsvorgang in allen seinen Phasen beendet.

II. Die Eiablage.

1. Biologie der Eiablage.

Einige Zeit nach der Begattung beginnen die Schnecken mit der Eiablage, die vorzugsweise in der ersten Hälfte des Juli vor sich geht. Zur Aufnahme der abgelegten Eier gräbt die Schnecke eine Erdhöhle unter charakteristischen Bewegungen ihres Körpers aus, wie sie von Pfeiffer und Landois [1]) bereits ausführlicher beschrieben worden sind. Sie beginnt nämlich unter kreiselförmigen Drehungen des Vorderkörpers sich in die Erde einzubohren, die Erde herauszuschaffen und so eine Höhlung anzulegen, an der sich insgesamt 3 Abschnitte unterscheiden lassen (Taf. 16, Fig. 12). Unmittelbar an der Oberfläche liegt eine trichterförmige Vertiefung mit wenig stark geneigten Wänden, sie dient zur Aufnahme der Schale und des hintern Fußabschnitts der Schnecke während des Eierlegens. Von diesem Trichter aus führt ein verhältnismäßig enger Gang in die eigentliche Nesthöhle, die einen ziemlich großen, rundlichen Raum mit glatten Wänden darstellt. Durch den engen Gang steckt die Schnecke während der Eiablage ihren Vorderkörper hindurch und läßt ihn frei in den eigentlichen Nestraum hängen, wie es die beigegebene Fig. 12 auf Taf. 16 zeigt. Diese Photographie

1) H. Landois, Die Weinbergschnecke bei der Eiablage, in: 22. Jahresber. Westfäl. Prov.-Ver. Wiss. Kunst 1893/94, Münster 1894.

ist so gewonnen worden, daß ein frisch angelegtes Nest aus der Erde gehoben und senkrecht durchschnitten wurde, worauf dann eine in Formol konservierte Schnecke, deren Äußeres genau die im Leben während der Eiablage beobachtete Haltung wiedergab, dem Ganzen eingefügt wurde. Es läßt nun die Schnecke in kurzen Pausen die Eier aus der etwas angeschwollenen Geschlechtsöffnung austreten und auf den Boden der Höhle fallen, wo sie sich dann in einem größern Haufen ansammeln. Nach der Eiablage wird das Nest verschlossen und der Boden über demselben vollständig geglättet.

2. Morphologie und Physiologie des Befruchtungsvorgangs.

In dem Zusammenhang meiner Untersuchungen befindet sich nun insofern eine Lücke, als ich nicht die Spermatozoen auf ihrem Weg von der Endblase des Receptaculums bis an das obere Ende des Oviducts zu verfolgen vermochte, wo ja die eigentliche Befruchtung der Eier stattfindet. Die einzige Möglichkeit (vgl. Textfig. A) ist die, daß sie am Stiel des Receptaculums hinabwandern, die Vagina passieren und der Flimmerrinne, welche als Fortsetzung des Vas deferens in der Wandung des Oviducts gelegen ist, folgend nach oben steigen. Nur in dem obern Abschnitt dieser Flimmerrinne fand ich Spermatozoen auf, ihren Weg hat bisher wohl allein Pérez (1868) bei *Helix aspersa* direkt beobachtet, indem er die übrigens nur zum kleinsten Teil aus der Endblase auswandernden Samenfäden an den verschiedensten Stellen des eben angedeuteten Wegs feststellen konnte.

Die unmittelbar vor und während der Eiablage stattfindende Befruchtung der Eier erfolgt im obersten Abschnitt der weiblichen Leitungswege, und zwar an der Übergangsstelle von Zwittergang und Oviduct. Wir werden zunächst der Morphologie dieser Übergangsstelle unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen.

Aus der in die Leber eingebetteten Zwitterdrüse (Textfig. A *zd*) geht der anfangs sehr enge Zwittergang (*zg*) ab, der sich vielfach knäuelt und beträchtlich erweitert, um dann schließlich als enges Rohr in einen zylindrischen Körper (*bft*) einzumünden, welcher zum größern Teil von den Drüsenfollikeln der Eiweißdrüse (*eiw*) umschlossen ist. Der feinere Aufbau dieses Gebildes ist nun ein überaus komplizierter. Am freien Ende abgerundet (Taf. 18, Fig. 20, 21), verjüngt sich dasselbe nach dem Oviduct hin und führt schließlich in engem Gang unmittelbar in das Lumen des letztern über, stellt

also gewissermaßen ein Divertikel desselben dar. Im Innern wird es zum größern Teil von einem langgestreckten Hohlraum eingenommen (Taf. 18, Fig. 21), in welchen etwa in der Mitte und auf der Seite, welche der Eiweißdrüse abgewendet ist, der Zwittergang unter knäuelartiger Erweiterung seines Endabschnitts einmündet (Taf. 18, Fig. 20, 21 *zgm*, Textfig. A *zg*). Weiter weist die gleiche, der Eiweißdrüse abgewendete Seite eine in das Lumen des Hohlraums vorspringende mediane Längsfalte auf (Taf. 18, Fig. 22 *flw*) und entwickelt eine Anzahl schlauchförmiger, platter Ausstülpungen, die sich unter mancherlei Erweiterungen bis um das Ende des Divertikels herumschlagen (Taf. 18, Fig. 20, 21 *bls*). Alle diese Teile sind ebenso wie der Hauptraum von einem Flimmerepithel ausgekleidet und werden untereinander durch ein stark entwickeltes Muskelbindegewebe zu der Einheit eines walzenförmigen Körpers verbunden (Taf. 18, Fig. 21, 22). Erfüllt sind die innern Hohlräume zum größern Teil mit Spermatozoen (Taf. 18, Fig. 21 *sp*), dieselben nehmen nicht nur den Hauptschlauch bis auf dessen hinteres Viertel etwa ein, sie finden sich auch häufig in den Nebenschläuchen unregelmäßig zerstreut. Wir müssen annehmen, daß wir hier die bei der Begattung übertragenen Spermatozoen vor uns haben, welche sich nun in großen Mengen nach dem Durchwandern der Flimmerrinne des Oviducts hier ansammeln und hier die Befruchtung an den aus dem Zwittergang in das gleiche Divertikel übertretenden Eiern vollziehen, wie ich bald des nähern erörtern werde. In diesem Divertikel findet also die eigentliche Befruchtung statt, weshalb ich dasselbe als „Befruchtungstasche" bezeichnen möchte. Daneben besitzt dasselbe vielleicht noch eine zweite Funktion, nämlich den zur Bildung der Spermatophore bestimmten Samen in sich anzusammeln und als kompakte Masse in die Flimmerrinne des Oviducts abzugeben, wie übrigens schon v. Ihering andeutete.

Die Kenntnis dieses Divertikels reicht weit zurück, es wird bereits 1833 von Brandt u. Ratzeburg (Medicin. Zoologie, Vol. 2) erwähnt und später wiederholt beschrieben, so von Keferstein u. Ehlers (1860), von Baudelot (1863), Pérez (1868), v. Ihering (1875)[1], Garnault (1888).[2] Zumeist wurde das Gebilde auch als

1) H. von Ihering, Über die Entwickelungsgeschichte von Helix, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 9, 1875.

2) P. Garnault, Sur la structure des organes génitaux, l'ovogénèse et les premiers stades de la fécondation chez l'Helix aspersa, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 106, 1888.

Ort der Befruchtung erkannt, die Aufklärung seines feinern Aufbaus bereitete indessen große Schwierigkeiten. Von den ältern Autoren ist es eigentlich nur PÉREZ, der durch Feststellung mehrerer Blindschläuche etwas mehr Klarheit gewann; noch näher den tatsächlichen Verhältnissen kommt dann die von GARNAULT gegebene neuere Darstellung, welche indessen der Abbildungen entbehrt.

Aus der Zwitterdrüse gelangen also die Eier zunächst in den Zwittergang, wandern durch denselben hindurch und treten schließlich in die Befruchtungstasche über (vgl. Textfig. A), wo sie sich in deren hinterm Teil ansammeln (Taf. 18, Fig. 20, 21 *ei*). Der Durchtritt der Eizellen durch den Zwittergang scheint ziemlich schnell zu erfolgen, zum wenigsten habe ich sie bei den Schnecken, welche mit der Nestanlage eben begannen, nur noch selten im Zwittergang, meist dagegen schon in der Befruchtungstasche angetroffen. Im Zwittergang besitzen die Eier noch eine sehr unregelmäßige Form und sind zu einer ziemlich kompakten Masse aneinander gepreßt (Taf. 18, Fig. 23). Noch in dem gleichen Zustand treten sie in die Befruchtungstasche über, zumeist noch im Innern mit wohlerhaltenem Keimbläschen und großem Nucleolus versehen. In der Befruchtungstasche kommen also nun männliche und weibliche Keimzellen zusammen, und hier findet das Eindringen des Samenfadens statt. Mit diesem Vorgang sind zahlreiche wichtige Veränderungen an der Eizelle verbunden. Das Spermatozoon dringt an der einen Seite des Eies mit seinem Kopf voran ein und erscheint dann gewöhnlich von einem Hof dunklen Protoplasmas umgeben (Taf. 18, Fig. 24). Später ist es nur noch schwer in dem Ei nachweisbar. Allmählich beginnt dann das Keimbläschen sich aufzulösen, es treten die Polstrahlungen auf (Taf. 18, Fig. 26), und schließlich erfolgt die Umbildung zu der im Zentrum des Eies gelegenen 1. Richtungsspindel (Taf. 18, Fig. 27). Äußerlich rundet das Ei sich ab (Taf. 18, Fig. 25, 26) und nimmt endlich volle Kugelform an (Taf. 18, Fig. 27). Gleichzeitig mit diesen Vorgängen, aber erst nach erfolgter Befruchtung, treten auf der Oberfläche des Eies zerstreute kleine Höckerchen auf (Taf. 18, Fig. 25), die sich zu stachelartigen Gebilden erheben (Taf. 18, Fig. 26) und schließlich auf der Höhe ihrer Entwicklung das ganze Ei mit einer Art Stachelbekleidung überziehen (Taf. 18, Fig. 27). Das Ei bietet nun ein höchst fremdartiges Aussehen dar (Taf. 18, Fig. 29), insofern über seine ganze Oberfläche scharfe, in 1, 2 oder 3 Spitzen auslaufende Stacheln zerstreut liegen. Histologisch erfolgt die Bildung der Stacheln in der Weise, daß der aus feinkörnigem Protoplasma und eingelagerten Dotter-

kügelchen bestehende Eiinhalt sich über die Oberfläche vorwölbt, daß sich über dieser Vorwölbung eine homogene Kappe abscheidet (Taf. 18, Fig. 30) und daß diese Kuppel sich dann unter beträchtlicher Verdünnung ihrer homogenen Substanz zu einem spitzen Stachel erhebt (Taf. 18, Fig. 31), der also stets zu äußerst von einer homogenen Membran begrenzt wird und innen von Eiplasma erfüllt ist. An ihren Rändern geht die äußere Begrenzungsmembran unmittelbar in die sehr zarte Dottermembran über.

Nur sehr spärlich sind Angaben in der Literatur, welche sich auf diese merkwürdigen Vorgänge beziehen lassen. Ich fand solche zunächst bei Pérez (1879)[1]), welcher auf der Oberfläche der Eier von *Helix*, welche sich in der Befruchtungstasche befanden, kegelförmige Vorsprünge auftreten sah, die er als pseudopodienartige Fortsätze des Eiplasmas ansah und die später wieder eingezogen werden sollten, wenn auch selbständige Bewegungen dieser Gebilde nicht festgestellt werden konnten. Eine Bestätigung dieser Angaben brachte dann Garnault (1888), er bringt die Bildung dieser Fortsätze in Verbindung mit der Nähe und dem Eindringen der Spermatozoen. Über ihre eigentliche Natur und ihre Bedeutung gewann er ebensowenig Klarheit wie vor ihm Pérez.

Von ihrem Stachelkleid umhüllt wandern also nun die befruchteten Eier aus dem hintern Teil der Befruchtungstasche mitten durch die weiter vorn angehäuften Spermatozoen (Taf. 18, Fig. 21 *sp*) hindurch, gelangen in den Stiel der Befruchtungstasche und von hier in den Anfangsteil des Oviducts. Hier sammelt sich das Secret der Eiweißdrüse um die einzeln eintretenden Eier an, und währenddem spielen sich nun neue eigentümliche Vorgänge ab. Das vor kurzem erst gebildete Stachelkleid wird wieder abgeworfen. Schon in dem Stiel der Befruchtungstasche weisen die Stacheln in ihrem Innern ein allmähliches Zurücktreten des Eiplasmas auf, ihr Inhalt erscheint blasig und degeneriert (Taf. 18, Fig. 32). Nunmehr erfolgt eine schärfere Abgrenzung zwischen Eiplasma und Stachelinnerm, und der Stachel selbst wird in seiner Gesamtheit abgestoßen. Auf diesem Stadium befindet sich das in Fig. 28 auf Taf. 18 abgebildete Ei. Dasselbe lag im obersten Abschnitt des Oviducts, von Eiweißmassen bereits umgeben; in ihm ist eine polare Differenzierung in eine fein-

1) J. Pérez, Recherches sur les phénomènes qui précèdent la segmentation de l'œuf chez l'Helice (H. aspersa), in: Journ. Anat. Physiol., 1879, Vol. 15.

körnige animale Hälfte und eine von Dotterkugeln erfüllte vegetative Hälfte erfolgt, in ihm hat sich weiter die Richtungsspindel senkrecht zur Peripherie eingestellt. Das Stachelkleid der Oberfläche ist größtenteils verschwunden, nur einige Reste der abgestoßenen Stacheln (*st*) hängen noch an der Peripherie, die im übrigen völlig nackt erscheint. Das heißt also, das Ei nimmt nun wieder das Aussehen an, wie wir es in seinen frühesten Entwicklungsstadien zu beobachten gewohnt sind.

Was nun die Bedeutung dieses Stachelkleids anlangt, so scheint es mir ganz unzweifelhaft zu sein, daß dasselbe nur als äußerer Ausdruck einer vom Ei zur Verhütung von Überbefruchtung abgeschiedenen Hülle angesehen werden kann. Von allen Seiten werden die Eier ja von Spermatozoen umschwärmt, namentlich gefährdet aber wären sie in dieser Hinsicht auf ihrem Weg durch den vordern Teil der Befruchtungstasche, der von Samenfäden völlig vollgepfropft zu sein pflegt. Zwar sind zuweilen mehrere Spermatozoen in einer Eizelle festzustellen, wie auch schon Garnault wiederholt mehrere männliche Vorkerne in einem Ei beobachten konnte, die Mehrzahl der Eier erleidet indessen normale Befruchtung, und der Wert dieser Hülle ist somit ohne weiteres verständlich; verständlich erscheint dann ferner, weshalb sie so bald, nachdem das Ei die Befruchtungstasche verlassen hat, wieder abgeworfen wird: sie ist jetzt überflüssig geworden. Weshalb diese Hülle allerdings nicht in der einfachen Form einer verstärkten Dottermembran, sondern als kompliziertes Stachelkleid angelegt wird, das vermag ich nicht zu sagen; vielleicht spielen phylogenetische Reminiszenzen hierbei eine Rolle.

Noch einen andern Punkt möchte ich hier berühren. Wir nahmen bisher an, daß die in der Befruchtungstasche während der Eiablage vorhandenen Spermatozoen nur aus solchen beständen, die bei der Begattung übertragen wurden und aus dem Receptaculum seminis hierher gelangten. Nun ist es aber außerordentlich schwer, wenn nicht unmöglich, diese Annahme zu beweisen. Überall liegen Massen von Spermatozoen, nicht nur in der Befruchtungstasche und deren Blindschläuchen, sondern auch in den Windungen des Zwittergangs, und was davon eigne, was fremde Spermatozoen sind, das ist wohl kaum mit Sicherheit zu entscheiden. Zwar gibt Pérez (1889)[1]) an, daß einige Zeit nach der Begattung die im Zwitter-

1) J. Pérez, Sur la descente des ovules dans le canal de la glande hermaphrodite chez les Hélices, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 108, 1889.

gang noch befindlichen eignen Spermatozoen einer Degeneration unterliegen und zusammen mit dem Epithel des Zwittergangs resorbiert werden, wodurch ja dann jede Gefahr der Befruchtung durch eigne Spermatozoen beseitigt wäre; aber ich konnte niemals auch nur annähernd derart intensive Degenerationsprozesse feststellen, sondern nur gelegentlich Zerfallserscheinungen an Spermazellen in Zwittergang und Befruchtungstasche. Ebensowenig vermochte ich bei meinen allerdings nicht sehr eingehenden Untersuchungen über diesen Punkt sichere morphologische Differenzen festzustellen zwischen eignen Spermatozoen, die Zwittergang und Befruchtungstasche noch nicht verlassen hatten, und solchen, die nach der Übertragung zunächst in die Endblase des Receptaculums und von hier erst in die Befruchtungstasche gelangt waren, und doch ist es klar, daß mit der Annahme eines noch nicht völlig reifen, also zur Befruchtung untauglichen Zustands der erstern sich alle Schwierigkeiten leicht lösen, da ja dann eine Selbstbefruchtung durch die eignen Spermatozoen völlig ausgeschlossen ist. In dieser Annahme werde ich bestärkt durch eine von Pérez (1868) gemachte Beobachtung, nach welcher Samenfäden aus Zwittergang und Befruchtungstasche sich insofern verschieden verhielten, als erstere in Wasser unbeweglich waren und sich einrollten, letztere dagegen lebhafte Beweglichkeit entwickelten.

Das nackte, von seiner Eiweißmasse umgebene Ei wandert nach den oben geschilderten Vorgängen den Oviduct entlang nach unten und erhält auf diesem Wege seine übrigen, von den Drüsen der Oviductwandung abgeschiedenen Hüllen, vor allem seine Kalkschale, Vorgänge, wie sie bereits wiederholt eingehend beschrieben worden sind und welche ich selbst deshalb nicht mehr im einzelnen näher verfolgt habe. Das Ei gelangt schließlich in die Vagina, wird von hier durch Atrium und Geschlechtsöffnung hindurch nach außen gepreßt und fällt alsdann in die von der Schnecke gegrabene Erdhöhle hinein, wo der in seinem Innern enthaltene Keim seine weitere Entwicklung bis zur jungen Schnecke durchmacht.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der gebrauchten Abkürzungen.

at Atrium der Begattungsorgane
bl Blutflüssigkeit
bls Blindschläuche der Befruchtungstasche
ef Endfaden der Spermatophore
ei Eizellen
fd fingerförmige Drüsen
fd_1 Endabschnitt der fingerförmigen Drüsen
fdö Mündung der fingerförmigen Drüsen
fl Flagellum
flw Flimmerwulst der Befruchtungstasche
h Halsabschnitt der Spermatophore
k Kopfabschnitt der Spermatophore
mu Muskulatur
ovid Oviduct
p Penis
*p** Schnittstelle des Penisrohrs
$p_{1,\,2}$ äußere Abschnitte des Penisrohrs
p I—III innere Abschnitte des Penislumens
pa innere Papille des Pfeilsacks
pf Liebespfeil
pf_1 untere Krone des Liebespfeils
pfs Liebespfeilsack
pfsm Mündung des Liebespfeilsacks
pl Lumen des innern Penisrohrs
pm Mündung des Penis
ppIII innerste Papille des eingestülpten Penisrohrs
ppa äußere Papille an der Basis des ausgestülpten Penis

pw$_{1, 2}$ äußere und innere Wand des ausgestülpten Penis
qus Quersepten des Schwellgewebes des Penis
ra Längsleiste im Innern des Flagellums
ret Retractormuskel des Penis
rst Stiel des Receptaculums
sab Samenbehälter der Spermatophore
sk Schwellgewebe des Penis
sm I, II Muskelscheiden des Penisrohrs
sp Spermatozoen
spmt Spermatophore
st Stacheln
vd Vas deferens
vg Vagina
vgö Mündung der Vagina
vgr spaltförmige Grube in der Wandung der Vagina
zg Zwittergang
zgm Mündung des Zwittergangs

Tafel 16.

Die Figg. 1—11 führen die einzelnen Phasen des Liebesspiels, der Begattung und des Nachspiels vor und sind unmittelbare Naturaufnahmen.

Fig. 1. Einleitendes Liebesspiel.
Fig. 2—4. Das Ausstoßen des Liebespfeils.
Fig. 5—7. Vorspiele der eigentlichen Begattung (Coitusversuche).
Fig. 8—9. Die Begattung.
Fig. 10. Lösung und Zurückziehen der Begattungsorgane.
Fig. 11. Nachspiel.
Fig. 12. Weinbergschnecke bei der Eiablage (vgl. Text S. 493).

Tafel 17.

Fig. 1. Ausgestülpter Pfeilsack, Vagina und Penis; fixiert unmittelbar nach dem Ausstoßen des Liebespfeils und von der untern Seite gesehen. Schwach vergrößert.

Fig. 2. Dasselbe Präparat nach Entfernung der untern Außenwand und Eröffnung der Vagina. Schwach vergrößert.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Liebespfeilsack; fixiert im Moment des Ausstoßens des Liebespfeils. Schwach vergrößert.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Liebespfeilsack; fixiert unmittelbar nach der Ausstoßung des Liebespfeils (dasselbe Präparat wie in Fig. 1 und 2). Schwach vergrößert.

Fig. 5. Vorderansicht der Mündung von Vagina und Liebespfeilsack; fixiert unmittelbar nach ihrer Entfaltung zum Coitus. Schwach vergrößert.

Fig. 6. Männliche und weibliche Begattungsorgane, fixiert unmittelbar nach ihrer Entfaltung zum Coitus. Von oben gesehen. Schwach vergrößert.

Fig. 7. Innenansicht eines eingestülpten Penisrohrs. Schwach vergrößert.

Fig. 8. Innenansicht eines ausgestülpten Penisrohrs, präpariert unter Erhaltung beider Muskelscheiden und fixiert 5 Minuten nach dem Beginn des Coitus. Schwach vergrößert.

Fig. 9. Innenansicht eines ausgestülpten Penisrohrs nach Entfernung der innern Muskelscheide; fixiert im Anfang des Coitus. Schwach vergrößert.

Fig. 10—11. Die weiblichen Begattungsorgane mit eingedrungenem Penisrohr, fixiert während des Coitus. Schwach vergrößert.

Fig. 12. Schnitt durch die Mündungsstelle der fingerförmigen Drüsen in die spaltförmige Grube der Vagina (entsprechend Querschnitt c von Textfig. B auf S. 476). 120 : 1.

Fig. 13. Ein kleiner Abschnitt des Schwellgewebes des Penisrohrs bei etwas stärkerer Vergrößerung (vgl. Textfig. Dc auf S. 482). 24 : 1.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Endblase des Receptaculums; fixiert 12 Stunden nach Ausführung des Coitus. 16 : 1.

Fig. 15. Spermatophore in natürlicher Größe.

Fig. 16. Querschnitt des vordern Abschnitts des Penisrohrs; fixiert im Moment der Bildung der Spermatophore. 24 : 1.

Fig. 17. Querschnitt des hintersten Abschnitts des Penisrohrs; fixiert im Moment der Bildung der Spermatophore. *I—III* die 3 Längsrippen des Samenbehälters der Spermatophore. 24 : 1.

Fig. 18. Querschnitt des Flagellums, fixiert im Moment der Bildung der Spermatophore. 90 : 1.

Fig. 19. Querschnitte durch eine abgegebene Spermatophore und zwar: a durch den Kopfabschnitt, b und c durch den Halsteil, d durch den Samenbehälter (*I—III* dessen 3 Längsrippen), e—g durch den Endfaden. 30 : 1.

Tafel 18.

Fig. 20. Oberflächenansicht der Befruchtungstasche; fixiert während der Eiablage. 10 : 1.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Befruchtungstasche; fixiert während der Eiablage. 24 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch die Befruchtungstasche; fixiert unmittelbar vor der Eiablage. 24 : 1.

Fig. 23. Einzelne Eizellen auf ihrem Wege durch den Zwittergang; fixiert während des Nestbaus der Schnecke. 150 : 1.

Fig. 24. Einzelne Eizelle aus der Befruchtungstasche im Moment der Befruchtung; fixiert unmittelbar vor der Eiablage. 150 : 1.

Fig. 25—27. Einzelne Eizellen aus der Befruchtungstasche, die allmähliche Ausbildung der Stachelhülle zeigend; fixiert unmittelbar vor und während der Eiablage. 150 : 1.

Fig. 28. Einzelne Eizelle aus dem obersten Abschnitt des Oviducts, das Abwerfen der Stachelhülle zeigend; fixiert gegen das Ende der Eiablage. 150 : 1.

Fig. 29. Oberflächenansicht eines einzelnen Eies aus der Befruchtungstasche; fixiert während der Eiablage. 200 : 1.

Fig. 30—32. Entwicklungsstadien eines einzelnen Stachels. 1200 : 1.